ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 92

8

АВГУСТ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2007

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Ответственный редактор номера **Т. В. Егорова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *О. И. Буркова*, *Н. И. Журавлева* и *Е. В. Шестакова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 92, № 7: 25.07.2007.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 16.07.2007. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 14.5. Уч.-изд. л. 17.0. Тираж 407 экз. Тип. зак. № 1403. С 158

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

УДК 581.412 : 582.681.61

© Е. В. Байкова, Т. Д. Фершалова

АРХИТЕКТУРНЫЕ МОДЕЛИ И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *BEGONIA* (*BEGONIACEAE*)

E. V. BAIKOVA, T. D. FERSHALOVA. ARCHITECTURAL MODELS AND LIFE FORMS OF SOME SPECIES OF THE GENUS *BEGONIA* (*BEGONIACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 330-19-86
E-mail: fershalova@ngs.ru, root@botgard.nsk.su
Поступила 22.12.2006

Изучены структурные особенности побеговых систем у большого числа видов рода *Begonia*. Впервые для этого рода описаны архитектурные модели по методике F. Hallé и R. Oldeman (1970) и жизненные формы по классификации C. Raunkiaer (1934). Установлено, что для большинства бегоний характерны длительное моноподиальное нарастание, отсутствие эндогенного ритма роста вегетативных осей, пазушное положение соцветий. Вследствие этого у исследованных видов преобладают немодулярные архитектурные модели с ортотропными или плагиотропными побегами различного строения. На основе таких моделей образуются открытые жизненные формы, адаптированные к максимальному освоению пространства в благоприятных условиях влажных тропических лесов. Установлено, что переход к симподиальному нарастанию обычно связан с травматическим повреждением апекса побега, а также с наличием сезонной ритмичности роста и развития. Лабильность структурной организации бегоний проявляется в индивидуальном и внутривидовом полиморфизме побегов, формировании смешанных архитектурных моделей, чередовании моделей в онтогенезе.
Ключевые слова: архитектурные модели, жизненные формы, *Begonia*.

Анализ структурных особенностей растений, представляющих те или иные жизненные формы, является одним из ключевых аспектов современной биоморфологии. Структура осевых систем, состоящих из упорядоченных метамеров разного уровня, определяется наследственно закрепленной стратегией роста, или архитектурной моделью (АМ) (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978). Главные признаки АМ отражают тип формирования побеговых систем, и связаны они с особенностями функционирования меристем. К таким ключевым признакам относятся: способ нарастания осей (моноподиальный или симподиальный), положение зачатков репродуктивных органов (верхушечное или пазушное), направление роста (ортотропное или плагиотропное), ритмичность роста оси.

Соотношение понятий архитектурная модель и жизненная форма (ЖФ) обсуждалось как на теоретическом уровне (Серебрякова, 1977, 1981, 1987; Борисова, 1991), так и на примере конкретных родов и видов (Серебрякова, Петухова, 1978; Захарова, 1993; Трофимова, 1994; Kusnetzova, Notov, 1995). Было установлено, что архитектурные модели являются генетически обусловленной структурной основой жизненных форм, а последние — результатом реализации той или иной АМ в конкретных условиях среды. Архитектурные модели, характеризующие наиболее общие закономерности структурной организации побеговых систем, имеют специфику у растений различных ЖФ. Первоначально АМ были выделены для тропических

деревьев, однако впоследствии было показано, что некоторые из них реализованы у трав сезонного климата (Шулькина, 1988, 1993). Наиболее глубоко теоретические представления о структуре побеговых систем применительно к «сезонным» травам разработала Т. И. Серебрякова (1977, 1981, 1987), предложившая для обозначения наследственно закрепленного типа формирования побеговой системы термин «модель побегообразования». По мнению Н. П. Савиных (2003), модель побегообразования является частным случаем АМ, отражающим тип структуры одноосного побега, или универсального модуля. Однако необходимо отметить, что характеристика модели побегообразования более развернута, в нее включены такие существенные признаки, как длина междоузлий, характер ветвления и связанный с ним тип продольной симметрии побега. Все эти признаки мы принимали во внимание при характеристике структурных особенностей побеговых систем бегоний.

Род бегония (*Begonia* L.) включает, по разным данным, от 900 до 1400 видов, распространенных в тропических и субтропических областях земного шара; наибольшее видовое разнообразие бегоний сосредоточено в тропической Америке (Smith et al., 1986; Mabberley, 1987). В состав рода входят только травянистые растения, преимущественно многолетние, часто ползучие, приподнимающиеся или лазящие; некоторые бегонии достаточно крупные, до 3.5 м выс., с одревесневшим в основании стеблем (Tebbitt, 2005). Тропические травы, обитающие в благоприятных условиях со слабо выраженными сезонными изменениями климата, принципиально отличаются по структуре побеговых систем от трав умеренной зоны (Сенянинова-Корчагина, 1949; Гатцук, 1976). Жизненная форма таких трав не отражена в системе И. Г. Серебрякова (1962), поэтому необходима разработка биоморфологических классификаций, учитывающий их специфику (Байкова, 2006а, б). Между тем в литературе жизненные формы бегоний рассматриваются исключительно с позиций описательного физиономического подхода (Bohmig, 1955; Caterall, 1994; Арнаутова, 2004; Шахова, 2005; Tebbit, 2005). Авторы выделяют группы бегоний по различным морфологическим признакам, поэтому предлагаемые ими классификации трудно сопоставимы. Единственная попытка структурного анализа побеговых систем на основе методики Е. С. Смирновой (1974) была предпринята для бегоний из фондов Главного ботанического сада РАН (Разумовский, 1974). Как показали исследования последних лет (Коломейцева, 2003, 2005, 2006), хорошие результаты при исследовании структурных особенностей тропических трав дает использование концепции архитектурных моделей, основанной на универсальных принципах функционирования меристем. Мы попытались применить этот подход для анализа структуры побеговых систем бегоний, выращиваемых в оранжереях Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС).

Материал и методы

Объекты исследования — бегонии из интродукционной коллекции ЦСБС, в которой представлено более 100 видов из различных частей ареала рода (юго-восточная Азия, тропическая Америка, центральная и южная Африка), а также около 90 межвидовых гибридов и культиваров. Изученные виды относятся к 25 секциям из 63, принятых в системе J. Doorenbos et al. (1998). Формирование коллекции начато в 1973 г. на основе поступлений по обмену с другими ботаническими садами. Растения выращивались из семян, листовых и стеблевых черенков, корневищ и клубней. Непосредственно из природных местообитаний привезены семена *B. filipes* Benth. (Коста-Рика), а также черенки некоторых китайских бегоний: *B. al-*

gaia L. B. Sm. et Wassh., *B. cathayana* Hemsl., *B. hemsleyana* Hook., *B. limprichtii* Irmsch., *B. rex* Putz., *B. versicolor* Irmsch. (секция *Platycentrum*), *B. acetosella* Craib. (секция *Sphenanthera*), *B. grandis* Dryand. (секция *Diploclinium*), *B. lanceolata* Vell. (секция *Trachelocarpus*), *B. masoniana* Irmsch. var. *maculata* S. K. Chen et R. X. Zheng ex D. Y. Xia. (секция *Coelocentrum*). Названия видов приняты в соответствии с последней номенклатурной сводкой по роду *Begonia* (Golding, Wasshausen, 2002).

Исследования морфологии побеговых систем проводились с 1990 по 2006 г. Были проанализированы в сравнительном плане структурные особенности всех бегоний коллекции, однако для более детального анализа были выбраны модельные виды, представляющие различные варианты побеговых систем. При выборе модельных видов учитывались их таксономическое положение, область естественного распространения и условия обитания (см. таблицу). Растения каждого модельно-

Краткая характеристика модельных видов бегоний

Вид	Секция по Doorenbos et al., 1998	Область распространения
Begonia acetosella	*Sphenanthera*	Китай
B. acida	*Pritzelia*	Бразилия
B. albo-picta	*Gaerdtia*	»
B. algaia	*Platycentrum*	Китай
B. angularis	*Trachelocarpus*	Бразилия
B. bahiensis	*Pritzelia*	»
B. bowerae	*Gireoudia*	Мексика
B. carolineifolia	*Gireoudia*	Бразилия
B. carrieae	*Gireoudia*	Мексика
B. cathayana	*Platycentrum*	Китай
B. convolvulacea	*Wageneria*	Бразилия
B. corallina	*Gaerdtia*	»
B. dietrichiana	*Pritzelia*	»
B. dregei	*Augustia*	Южная Африка
B. egregia	*Tetrachia*	Бразилия
B. elaeagnifolia	*Tetraphila*	Центральная Африка
B. fagifolia	*Wageneria*	Бразилия
B. fernando-costae	*Pritzelia*	»
B. filipes	*Doratometra*	Центральная Америка
B. foliosa	*Lipsia*	Колумбия, Венесуэла, Эквадор
B. franconis	*Doratometra*	Бразилия
B. fuchsiaefolia	*Casparya*	Эквадор
B. glabra	*Wageneria*	Мексика, Центральная Америка
B. goegoensis	*Reichenbeimia*	Индонезия, о-в Суматра
B. grandis	*Diploclinium*	Китай
B. hemsleyana	*Platycentrum*	»
B. lanceolata	*Trachelocarpus*	Бразилия
B. limprichtii	*Platycentrum*	Китай
B. longicarpa	*Scheidweileria*	»
B. loranthoides	*Tetraphila*	Центральная Африка
B. ludwigii	*Knesebeckia*	Эквадор
B. macdougallii	*Gireoudia*	Мексика, Центральная Америка
B. maculata	*Gaerdtia*	Бразилия
B. malabarica	*Haagea*	Индия, о-в Шри-Ланка
B. masoniana	*Coelocentrum*	Китай
B. nelumbifolia	*Gireoudia*	Мексика, Колумбия
B. olbia	*Knesebeckia*	Бразилия

Вид	Секция по Doorenbos, 1998	Область распространения
B. pustulata	*Weilbachia*	Мексика
B. reniformis	*Pritzelia*	Бразилия
B. rex	*Platycentrum*	Индокитай
B. semperflorens	*Begonia*	Бразилия
B. serratipetala	*Petermannia*	Новая Гвинея
B. solananthera	*Solananthera*	Бразилия
B. soli-mutata	*Pritzelia*	»
B. subnummularifolia	*Diploclinium*	О-в Калимантан
B. venosa	*Begonia*	Бразилия
B. versicolor	*Platycentrum*	Китай

го вида (не менее 5 экз.) были размещены в грунтовых и стеллажных оранжереях. В ходе наблюдений отмечали направление роста и тип симметрии побегов, длину составляющих их метамеров, особенности ветвления, положение боковых побегов, характер возобновления. Особое внимание уделяли изменениям побеговых систем в онтогенезе (смена направления роста, полегание побегов, дезинтеграция особи).

Полученные данные анализировали исходя из теоретических положений концепции архитектурных моделей (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978). Некоторые структурные варианты побеговых систем были соотнесены с моделями побегообразования травянистых многолетников умеренной зоны, выделенными Т. И. Серебряковой (1977, 1981), и морфологическими типами в соответствии с классификацией Е. С. Смирновой (1974). Жизненные формы рассматривали с позиций системы C. Raunkiaer (1934).

Результаты и обсуждение

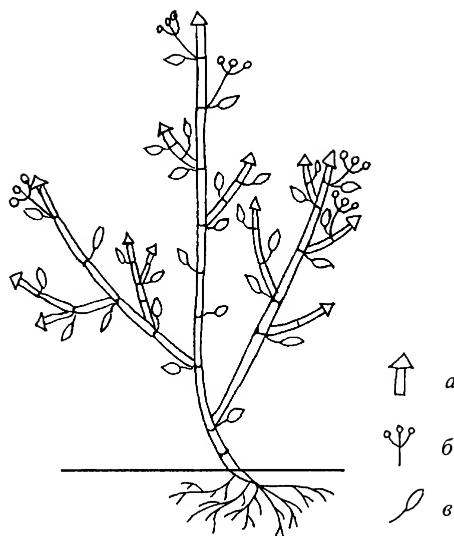
Наиболее существенные особенности структурной организации большинства представителей рода *Begonia* — длительное моноподиальное нарастание, пазушное положение соцветий, постоянный рост вегетативных осей (в понимании F. Halle и R. Oldeman (1970), т. е. без проявления ритма в структуре моноподиального побега). Эти особенности позволяют отнести основной структурный тип бегоний к архитектурной модели Attims. Однако такая АМ характерна лишь для видов с ортотропно растущими осями и мезотонным или акротонным ветвлением.

Однолетние и малолетние бегонии (*B. filipes*, *B. franconis* Leibm.), сохраняющие АМ Attims в течение всего онтогенеза, обычно имеют апогеотропные или клиноапогеотропные побеги (рис. 1).

У большинства многолетних бегоний ортотропные побеги по мере роста полегают под собственной тяжестью, укореняясь при соприкосновении с субстратом (рис. 2, *б*). И хотя ростовая активность апикальной меристемы сохраняется, смена ориентации несущей оси в пространстве приводит к усиленному росту боковых побегов в ортотропном направлении (рис. 2, *в*). Формируется АМ, которую, согласно классификации F. Hallé и R. Oldeman (1970), можно отнести к группе моделей с вегетативными осями смешанной структуры. Она имеет некоторое сходство с АМ Champagnat, однако отличается от последней слабой выраженностью или отсутствием вертикальных составных скелетных осей (симподиев), так как у бегоний изги-

Рис. 1. Моноподиальная ортотропная акромезотонная архитектурная модель (AM Attims) у однолетника *Begonia filipes*.

а — растущая верхушка побега, *б* — соцветие, *в* — лист срединной формации.



бание несущей оси часто происходит в основании, вблизи поверхности почвы. Проксимальные метамеры полегающих побегов часто недолговечны, при их разрушении происходит дезинтеграция материнской особи и формирование клона (рис. 2, *г*). Верхушки упавших на субстрат и укорененных побегов нарастают ортотропно, в соответствии с AM Attims. Таким образом, в онтогенезе этих бегоний происходит чередование моделей Attims и Champagnat: первичная AM Attims кратковременно замещается на AM Champagnat с возвращением к AM Attims в вегетативном потомстве. Такой структурный цикл наблюдал один из авторов у *B. cathayana* в естественных условиях произрастания в горных лесах провинции Юньнань. В закрытом грунте ЦСБС полегание побегов и смена AM обычно происходит у трехлетних растений этого вида при культивировании в грунтовых оранжереях. Подобный тип развития побеговой системы характерен и для других интродуцированных нами видов: *B. bahiensis* A. DC., *B. malabarica* Roxb., *B. semperflorens* Link. et Otto.

Более специализированным вариантом, производным от описанного выше, является осевая система с полиморфными вегетативными побегами, различающимися как по структуре, так и по положению в пространстве (рис. 3). Так, у *B. dietrichiana* Irmsch. и *B. solananthera* A. DC. развиваются побеги трех типов: 1) апогеотропные, с междоузлиями до 5 см дл., ветвящиеся по всей длине, равномерно облиственные, сохраняющие вертикальное положение в пространстве — «кустовидные» побеги; 2) апогеотропные, быстрорастущие, с междоузлиями до 15 см дл., ветвящиеся строго акротонно, облиственные только на верхушке (листья на остальной части побега мелкие, с недоразвитой пластинкой, рано опадающие), полегающие под собственной тяжестью по достижении определенной длины, обеспечивающие завоевание пространства — «побеги расселения»; 3) клиноапогеотропные, с междоузлиями до 5 см дл., полегающие, укореняющиеся, равномерно облиственные, ветвящиеся по всей длине, обеспечивающие вегетативное разрастание растения в горизонтальном направлении — «побеги разрастания». При укоренении побегов 2-го и 3-го типов из пазушных почек развиваются боковые побеги, обычно имеющие структуру 1-го типа.

Высокая степень эколого-морфологической пластичности бегоний проявляется в разнообразии вариантов побегов у одного и того же вида. Часто побеги какого-то типа не образуются. Так, у *B. serratipetala* Irmsch., *B. maculata* Raddi, *B. angularis* Raddi, *B. alba-picta* hort., *B. corallina* Carr., *B. foliosa* H. B. K., *B. fuchsioides* Hook., *B. fuchsiaefolia* Warb. осевая система обычно диморфная: формируются побеги 1-го и 2-го или 1-го и 3-го типов. Структура побеговой системы зависит и от условий выращивания. Например, при значительном затенении увеличивается число быстрорастущих вертикальных побегов 2-го типа. Полиморфизм структуры побегов и

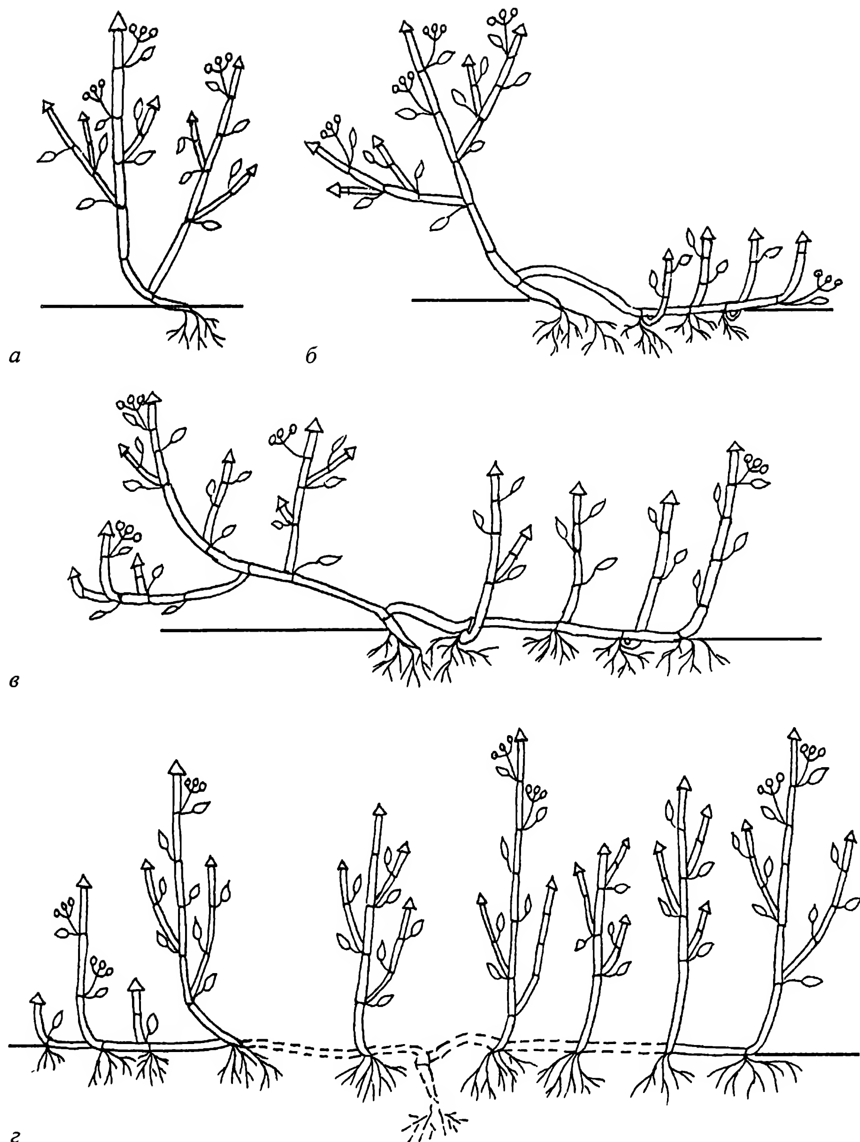


Рис. 2. Формирование смешанной АМ с полегающими побегами в онтогенезе *Begonia malabarica*.

а — ортотропная фаза, соответствующая модели Attims; *б* — полегание и укоренение крупных боковых побегов; *в* — фаза ортотропного роста боковых побегов, соответствующая модели Champagnat; *г* — фаза дезинтеграции особи, возвращение к модели Attims. Пунктиром обозначены отмирающие участки побеговой системы.

лабильность этого признака делают весьма условным разделение бегоний по габитусу на «тростниковые» и «кустарниковидные» (Catterall, 1994; Арнаутова, 2004; Tebbit, 2005). Обе жизненные формы имеют одну и ту же структурную основу (архитектурную модель), однако у «тростниковых» в осевой системе преобладают побеги 2-го типа, у кустарниковидных — 1-го типа. В наших условиях преимущественно «тростниковыми» являются *B. maculata*, *B. angularis*, *B. albo-picta*, *B. corallina*, преимущественно «кустарниковидными» — *B. serratipetala*, *B. foliosa*, *B. fuchsioides*, *B. fuchsiaefolia*.

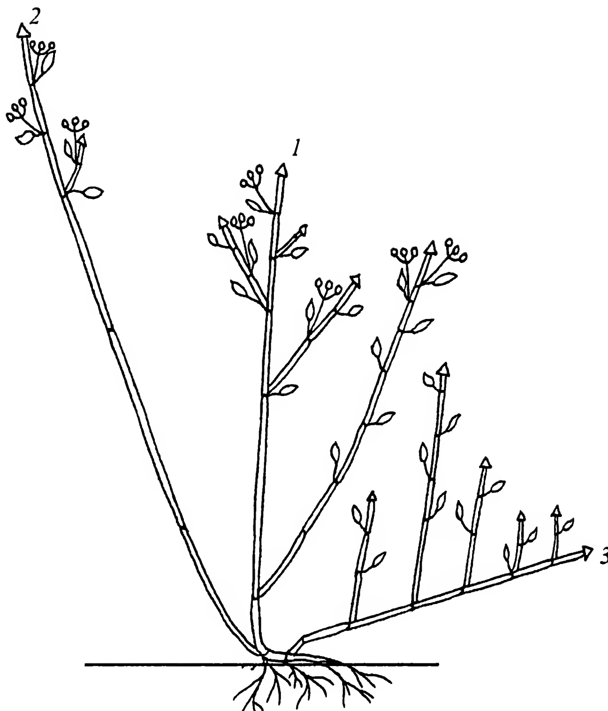


Рис. 3. Осевая система с полиморфными вегетативными побегами у *Begonia dietrichiana*.

1 — апогеотропный «кустовидный» побег, *2* — апогеотропный быстрорастущий и полегающий «побег расселения», *3* — клиноапогеотропный «побег разрастания».

Особую АМ имеют бегонии с ортотропными удлиненными побегами, нарастающими моноподиально и ветвящимися базитонно (*B. venosa* Skan ex Hook. f., *B. peltata* Otto et Dietr., *B. egregia* N. E. Br., *B. reniformis* Dryand.). В базальных метамерах у этих видов образуются придаточные корни, втягивающие основание побега в почву. Таким образом формируется моноподиальное подземное корневище, постепенно отмирающее с проксимального конца. В метамерах, погруженных в почву, происходит образование боковых побегов (рис. 4). Разрушение корневища приводит к дезинтеграции особи. Такие бегонии морфологически близки к корневищным видам (короткометамерная моноподиальная плагиотропная АМ, описанная ниже) с базитонно ветвящимися и приподнимающимися с дистального конца корневищами (например, *B. carrieae* Ziesenh.), но отличаются от них большей длиной междоузлий (до 5—7 см) и преобладанием в осевой системе вертикальных участков побегов.

Для всех рассмотренных выше бегоний характерно ортотропное направление роста осей (апогеотропное или клиноапогеотропное). Полегающие под собственной тя-

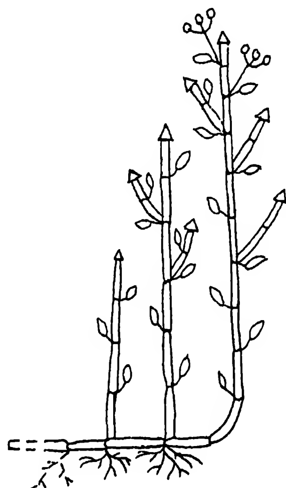


Рис. 4. Моноподиальная ортотропная базитонная АМ у *Begonia peltata*.

Пунктиром обозначены отмирающие участки побеговой системы.

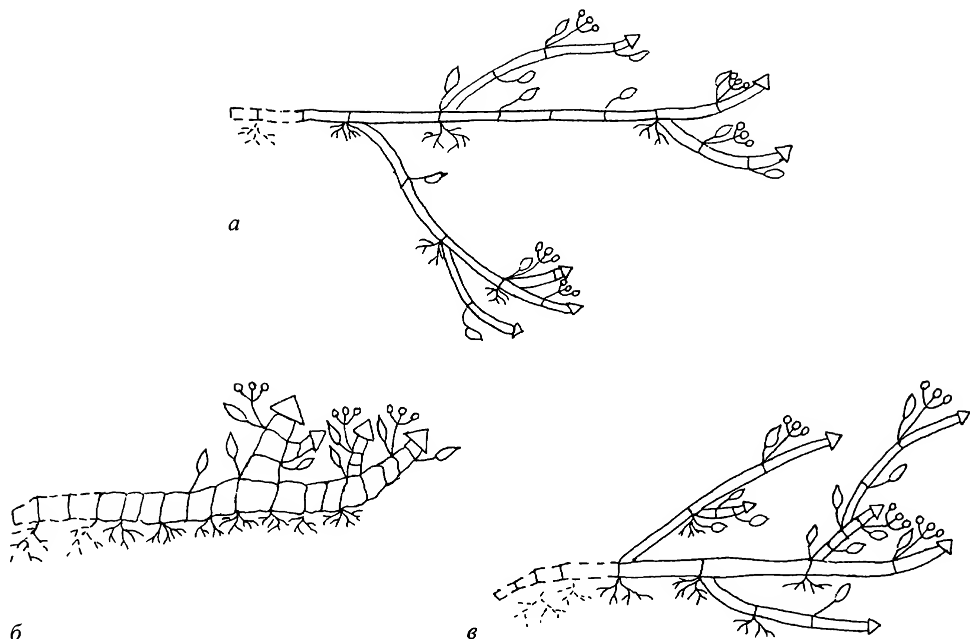


Рис. 5. Бегонии с плагиотропным направлением роста осей.

а — моноподиальная плагиотропная длиннометамерная АМ у *Begonia glabra*; *б* — моноподиальная плагиотропная короткометамерная АМ у *B. rex*; *в* — переходная АМ у *B. pustulata* с удлиненными и укороченными плагиотропными побегами.

жестью побеги не являются исключением: горизонтальная ориентация их дистальной части вынужденная, не является следствием морфологических преобразований апекса. Мы не можем согласиться с мнением С. М. Разумовского (1974) о плагиотропизме всех 80 видов и культиваров бегоний из коллекции Главного ботанического сада АН СССР. Многочисленные виды, отнесенные Разумовским к жизненной форме «кустовидных моноподиальных растений с долго не полегающими стеблями», соответствуют архитектурным моделям с ортотропными побегами, рассмотренными нами выше. Однако среди бегоний действительно встречается немало ви́дов с плагиотропными осями.

Значительная часть представителей рода *Begonia* имеет только плагиотропные побеги (рис. 5). Например, у исследованных нами *B. longicarpa* K. Y. Guan et D. K. Tian, *B. lanceolata* и *B. nelumbifolia* Cham. et Schlecht. на ранних этапах онтогенеза, еще у ювенильных растений, происходит отклонение главного побега от вертикального положения. Конус нарастания плагиотропных побегов может быть радиально симметричным (*B. carrieae*) или, в случае более глубокой специализации, билатеральным (*B. carolineifolia* Regel, *B. macdougallii* Ziesenh.). Архитектурная модель таких бегоний, имея сходство с АМ Attims по типу нарастания, принципиально отличается от нее направлением роста главной оси. Подобная модель не рассматривалась F. Hallé с соавт., так как она не характерна для тропических деревьев с отчетливо выраженной ортотропной главной скелетной осью — стволом. Напротив, у травянистых растений ползучие жизненные формы встречаются нередко, что послужило основанием для описания Т. И. Серебряковой (1977, 1981) одной из 4 основных моделей побегообразования травянистых многолетников умеренной зоны — моноподиальной длиннопобеговой.

У исследованных нами бегоний с моноподиальной плагиотропной АМ встречаются 2 ее варианта — короткометамерный и длиннометамерный. Последний вариант соответствует моноподиальной длиннопобеговой модели побегообразования по Серебряковой (1977) и характерен для *B. subnummularifolia* Merr., *B. glabra* Aubel., *B. smilacina* A. DC., *B. loranthoides* Hook. f. и *B. fagifolia* Fisch. Все вегетативные побеги у этих растений ползучие, равномерно облиственные по всей длине, стелющиеся по поверхности почвы и укореняющиеся в узлах, с приподнимающейся верхушкой (рис. 5, *а*). Интенсивное ветвление при моноподиальном нарастании приводит к расширению площади обитания особи и вегетативному расселению.

Для большой группы корневищных бегоний характерна короткометамерная моноподиальная плагиотропная модель (рис. 5, *б*). Эпигеогенные корневища, расположенные на поверхности почвы или частично погруженные в субстрат за счет контрактильности придаточных корней, нарастают моноподиально и состоят из утолщенных, укороченных метамеров (длина междоузлий меньше диаметра побега). Проксимальные метамеры имеют лишь листовые рубцы и придаточные корни (иногда — остатки прилистников). Исследованные виды значительно различаются по положению листьев и придаточных корней на корневище, числу боковых побегов и характеру ветвления, особенностям симметрии апекса. Листья расположены почти по всей длине корневища (*B. limprichtii*, *B. lanceolata* и *B. conchifolia* A. Dietr.) или сосредоточены только в его дистальной части (*B. carolineifolia*, *B. macdougallii*, *B. rex* Putz.). У *B. rex*, *B. carrieae* и *B. carolinifolia* несколько дистальных метамеров приподнимаются над субстратом и не имеют придаточных корней; укоренение происходит только в зоне контакта побега с почвой, отставая по времени от роста верхушки. У *B. limprichtii*, *B. macdougallii*, *B. acetosa* Vell. и *B. conchifolia* дистальная часть корневища плотно прилегает к поверхности почвы; придаточные корни у этих видов образуются одновременно с разворачиванием листьев. Ветвление корневищ может быть преимущественно базитонным (*B. macdougallii*, *B. carrieae*) или мезоакротонным (*B. rex*, *B. limprichtii*). Во втором случае число боковых побегов обычно значительно больше, чем в первом.

Рассмотренные выше плагиотропные АМ бегоний соответствуют эврифилльному (длиннометамерному) и акрофилльному (короткометамерному) плагиотропным моноподиальным морфологическим типам, согласно классификации Е. С. Смирновой (1974).

Некоторые виды бегоний имеют моноподиальные АМ переходного характера, для которых характерно наличие у одного и того же растения побегов двух типов. Так, у *B. pustulata* Liebm. и *B. soli-mutata* L. B. Sm. et Wassh. все побеги плагиотропные, ползучие; удлиненные чередуются в осевой системе с укороченными (рис. 5, *в*). У *B. formosana* (Hayata) Masam. и *B. longialata* K. Y. Guan et D. K. Tian (рис. 6) первоначально в онтогенезе развиваются плагиотропные короткометамерные корневища. Образующиеся на них боковые побеги различаются по структуре: наряду с ползучими укороченными имеются ортотропные удлиненные. Последние могут по мере роста полегать и укореняться, способствуя вегетативному расселению особи.

Все рассмотренные выше архитектурные модели относятся к группе немодулярных АМ, согласно классификации Hallé, Oldeman (1970). Длительный моноподиальный рост осей у таких растений обусловил образование «открытых» жизненных форм, для которых «характерна тенденция к максимально возможному освоению пространства» (Волков, 2000 : 9). Формированию таких ЖФ способствуют условия тропического леса: относительно стабильный, благоприятный температурный режим и высокая влажность воздуха. Эффективность заселения пространства

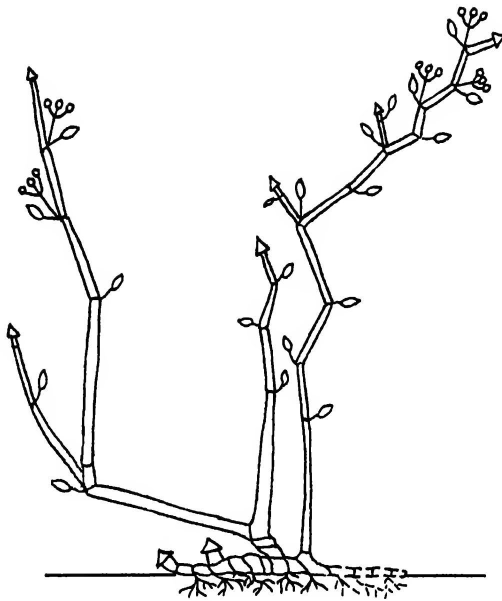


Рис. 6. Осевая система *Begonia formosana*, состоящая из побегов двух типов — плагиотропных укороченных и ортотропных удлиненных.

повышается у бегоний за счет смешанных моделей, образованных побегами различной структуры (полиморфными ортотропными с различными углами отклонения или сочетанием ортотропных и плагиотропных, длиннометамерных и короткометамерных).

Симподиальное нарастание встречается у бегоний довольно редко. Обычно оно является результатом посттравматического возобновления. При удалении верхушки ортотропного побега трогается в рост нижележащая почка. Таким образом, вследствие акросимподиального нарастания формируется АМ Chamberlain (особенно четко проявляется при обрезке быстрорастущих «побегов расселения»). Повреждение апекса плагиотропного корневища приводит к образованию осевой системы, близкой к АМ Tomlinson-2 (наибольшее сходство у корневищ с приподнимающимся дистальным концом). В случае бокового ветвления отрастающего побега возникает структура, сходная с АМ McClure.

Симподиальное нарастание нетравматической природы у бегоний обычно связано с сезонным ритмом роста и наличием периода покоя. Так, у *B. aconitifolia* A. DC., *B. ludwigii* Irmsch., *B. olbia* Kerch., *B. wollnyi* Herzog и других центральноамериканских видов из секции *Knesebeckia* J. Door. побеги имеют характерное утолщение в нижней части. В основании базальных метамеров закладываются почки, из которых впоследствии развиваются побеги возобновления (рис. 7, *а*). В ходе онтогенеза из оснований побегов, погруженных в почву за счет деятельности придаточных корней, формируется симподиально нарастающее короткометамерное корневище; материнский побег отмирает через 5—6 лет. Такой тип нарастания побеговой системы соответствует АМ Tomlinson-2. Подобную модель имеет и африканский вид *B. dregei* Otto et A. Dietr. из секции *Augustia* J. Door. Утолщенные основания его главного и базальных боковых побегов образуют надземную структуру, переходную между мясистым короткометамерным корневищем и клубнем (рис. 7, *б*). M. Tebbit (2005) относит этот вид к группе «полуклубневых» бегоний.

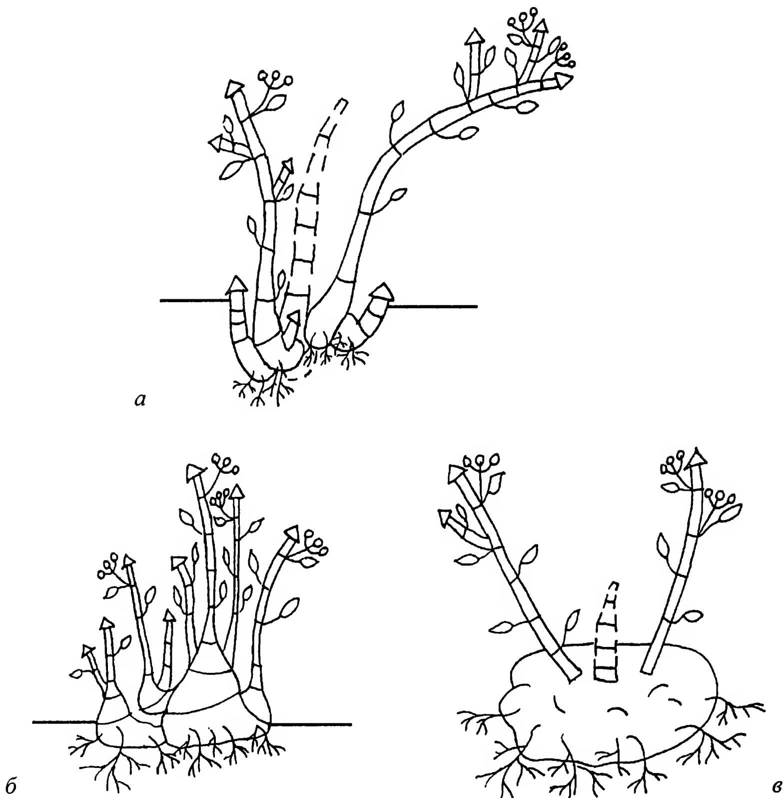


Рис. 7. Бегонии с базисимподиальным возобновлением и АМ Tomlinson-2.

а — короткокорневищная с утолщенными основаниями побегов *Begonia aconitifolia*, *б* — «полуклубневая» *B. dregei*, *в* — клубневая *B. tuberhybrida*.

Для *B.* × *weltonensis* Regel и *B. tuberhybrida* Voss. также характерна АМ Tomlinson-2, однако у этих видов формируется настоящий многолетний клубень, погруженный в почву вследствие контрактильности придаточных корней (рис. 7, *в*). По данным Н. К. Скворцовой (1970, 1976), подтвержденным и нашими исследованиями, клубень у *B. tuberhybrida* образуется за счет утолщения гипокотиля, эпикотиля и следующего за ним метамера главного побега. Возобновление базисимподиальное, из почек, расположенных в верхней части клубня; осевая часть побегов возобновления не утолщается и в состав клубня не входит. Удлиненная часть побега обычно отмирает после окончания цветения, однако мы наблюдали случаи длительного апикального роста побегов *B. tuberhybrida*, сопровождавшегося их полеганием и укоренением. В зоне укоренения метамеры стебля утолщались, образовывая новый дочерний клубень. Таким образом, у клубневых бегоний проявляется способность к вегетативному размножению, особенно ярко выраженная у *B. grandis*. Для этого растения характерна жизненная форма вегетативного малолетника с однолетними или малолетними клубнями. В базальной части материнского побега формируется небольшой подземный клубень, из его пазушных почек развивается один или несколько дочерних клубней. После периода покоя, во время которого материнский побег отмирает до основания, растение возобновляется из дочерних клубней, а также из клубеньков, формирующихся в пазухах листьев материнского побега и опадающих на субстрат.

B. grandis, происходящая из умеренной зоны Китая и Японии, при культивировании в наших оранжереях имеет ярко выраженный период покоя (обычно с декабря по февраль) (Фершалова, 2006). У остальных клубневых бегоний вегетация продолжается без перерыва, если не индуцировать покой понижением температуры. *B. dregei* в наших условиях также вегетирует круглый год, однако по данным В. В. Воронцова и Д. Б. Кудрявец (2004 : 91), побеги этой бегонии отмирают к началу зимы, а весной, с окончанием периода покоя, растения «отрастают из перезимовавшего корневища». M. Tebbit (2005) указывает на сбрасывание листьев растениями *B. aconitifolia* зимой, при понижении температуры и освещенности; в оранжереях ЦСБС сезонный листопад у этого вида не происходит.

Анализируя географическое распространение и таксономическое положение бегоний, склонных к клубнеобразованию, можно отметить, что в разных частях ареала и в нескольких секциях у бегоний выработалась сходная адаптация к сезонной вегетации — переход к симподиальному нарастанию многолетних осей и утолщение оснований побегов, что привело к формированию настоящих клубней. Однако у многих из рассмотренных выше видов эта морфологическая трансформация еще не закрепилась окончательно, что отражается в высокой лабильности структуры побеговой системы. Так, степень утолщения оснований побегов *B. dregei* существенно различается в зависимости от условий культивирования растений. Интересной особенностью *B. aconitifolia* является способность побегов к длительному верхушечному росту. Вследствие этого, несмотря на симподиальное нарастание корневища, отдельные моноподиальные побеги со временем могут полегать, укореняться и давать начало новым особям. Таким образом, в онтогенезе происходит чередование моделей: АМ Attims сменяется на АМ Tomlinson-2 и возвращается к АМ Attims после дезинтеграции.

В результате проведенного анализа выявлено, что моноподиальное нарастание осевых систем и пазушное положение соцветий, характерные для большинства бегоний, приводят к преобладанию у них немодулярных архитектурных моделей (Байкова, Фершалова, 2006). Нами выделены следующие базовые модели. Немодулярные: 1) моноподиальная ортотропная акромезотонная, соответствующая АМ Attims; 2) моноподиальная ортотропная базитонная; 3) смешанная с полегающими побегами, близкая к АМ Champagnat; 4) моноподиальная плагиотропная длиннометамерная, близкая к моноподиальной длиннопобеговой модели побегообразования по Серебряковой (1977); 5) моноподиальная плагиотропная короткометамерная. В моноподиальных АМ переходного характера сочетаются признаки 2- и 5-й или 4- и 5-й моделей. Среди модулярных АМ наиболее часто встречается Tomlinson-2, особенно ярко выраженная у клубневых бегоний. В результате повреждения апекса формируются осевые структуры, соответствующие модулярным АМ Chamberlain, Tomlinson-2 или частично модулярной АМ McClure. Структурный полиморфизм бегоний проявляется в формировании систем, состоящих из побегов различных типов в пределах одной и той же АМ. Следствием лабильности структурной организации бегоний является возможность чередования АМ в онтогенезе.

Рассмотренные архитектурные модели являются структурной основой разнообразных жизненных форм бегоний. Так, среди бегоний, культивируемых в ЦСБС, представлены поликарпические и монокарпические кустовидные растения, опирающиеся лианы, эпифиты, ползучие, корневищные и клубнеобразующие растения. Традиционно виды рода делятся по признакам габитуса на группы, среди которых основными являются «тростниковые», «кустарниковидные», корневищные (с толстыми корневищными побегами, лежащими на земле или полегающими), ползучие

(с ползучими или поникающими тонкими гибкими побегами), клубневые и «вечноцветущие» (однолетние и малолетние) (Caterall, 1994; Golding, 2003; Арнаутова, 2004; Шахова, 2005; Tebbit, 2005).

В соответствии с классификацией C. Raunkiaer (1934) многолетние бегонии с ортотропными осями и надземным положением почек возобновления (АМ Attims) относятся к ЖФ травянистого фанерофита. Для этих растений, обитающих в условиях влажного тропического климата и имеющих облик крупных трав, характерно относительно слабое развитие механических тканей (стебель одревесневает лишь в основании). Именно эта особенность архитектоники обусловливает полегание побегов по мере роста под собственной тяжестью. Бегонии с полегающими побегами (АМ Champagnat) имеют ЖФ травянистого пассивного хамефита. *B. dregei* и подобные ей виды с симподиально нарастающим надземным «полуклубнем» (АМ Tomlinson-2) занимают промежуточное положение между травянистыми и полукустарниковыми хамефитами, приближаясь к последним по механизму формирования скелетной осевой системы. Корневищные бегонии с моноподиальными плагиотропными побегами относятся к ЖФ активного травянистого хамефита (*B. rex*, *B. carrieae*, *B. carolineifolia*) или гемикриптофита (*B. limprichtii*, *B. macdougallii*, *B. acetosa*, *B. conchifollia*), в зависимости от положения апекса относительно поверхности почвы. Виды с ползучими побегами, а также «тростниковые» бегонии с корневищами, нарастающими моно- или симподиально, имеют ЖФ гемикриптофита. К этой же ЖФ относятся многолетние клубневые бегонии, так как их почки возобновления расположены на уровне почвы или слегка погружены в нее. ЖФ геофита представлена у *B. grandis*, вегетативного малолетника с однолетними или малолетними клубнями. Монокарпические виды бегоний являются длительно вегетирующими однолетниками и относятся к ЖФ терофита.

Одна и та же жизненная форма может возникнуть на основе разных архитектурных моделей. Например, «тростниковидная» ЖФ формируется на базе моноподиальной ортотропной базитонной модели или симподиальной АМ Tomlinson-2. Различную структурную основу имеют «кустовидные» бегонии, что связано отчасти с нечетким определением этой жизненной формы. Лишь немногие АМ соответствуют одной жизненной форме. Так, моноподиальная плагиотропная коротокметамерная модель специфична для корневищных бегоний, моноподиальная плагиотропная длиннометамерная — для ползучих, часто выращиваемых как ампельные растения. Некоторые АМ образуют несколько жизненных форм. Например, АМ Attims характерна не только для однолетников и малолетников, но также для многих «кустарниковидных» бегоний. АМ Tomlinson-2 присуща не только клубневым бегониям, но и «тростниковидным» (*B. aconitifolia* и другие виды из секции *Knesebeckia*).

Выводы

1. Для большинства бегоний характерны длительное моноподиальное нарастание, отсутствие эндогенного ритма роста вегетативных осей, пазушное положение соцветий. Такие особенности структурной организации приводят к преобладанию в роде *Begonia* немодулярных архитектурных моделей, среди которых нами выделены как основные: 1) моноподиальная ортотропная акромезотонная, 2) моноподиальная ортотропная базитонная, 3) смешанная с полегающими побегами, 4) моноподиальная плагиотропная длиннометамерная, 5) моноподиальная плагиотропная короткометамерная.

2. По направлению роста побегов бегонии делятся на ортотропные и плагиотропные. Лишь немногие виды имеют в осевой системе побеги двух типов, образуя АМ переходного характера. Ортотропные побеги часто полегают по мере роста под собственной тяжестью и укореняются, что приводит к смене архитектурной модели в ходе онтогенезе и дезинтеграции особи.

3. Модулярные архитектурные модели в роде *Begonia* вторичны. Переход к симподиальному нарастанию обычно связан с травматическим повреждением апекса, а в естественных условиях — с сезонным ритмом роста и наличием периода покоя. Наиболее ярко симподиальное нарастание проявляется у клубневых бегоний, скелетная осевая система которых образована укороченными базальными метамерами, метаморфизированными в клубень.

4. Следствием длительного моноподиального роста побегов у большинства бегоний является преобладание среди них открытых жизненных форм, стратегией которых является максимально возможное освоение пространства. Такие жизненные формы приспособлены к существованию в благоприятных условиях тропического леса. Морфологическая адаптация к сезонной вегетации, выражающаяся в переходе к симподиальному нарастанию многолетних осей и утолщении оснований побегов, происходила параллельно в различных секциях бегоний, в разных частях ареала.

5. Высокая степень эколого-морфологической пластичности бегоний проявляется в индивидуальном и внутривидовом полиморфизме побегов, зависимости соотношения различных типов побегов от условий культуры, формировании смешанных и переходных архитектурных моделей, возможности изменения архитектурной модели в ходе онтогенеза.

6. Биологический спектр бегоний в соответствии с классификацией Raunkiaer включает ЖФ травянистых фанерофитов, травянистых хамефитов (пассивных и активных), гемикриптофитов, геофитов и терофитов. Соотношение ЖФ и АМ у видов рода *Begonia* неоднозначно. Соответствие ЖФ и АМ характерно для корневищных (моноподиальная плагиотропная короткометамерная модель) и ползучих бегоний (моноподиальная плагиотропная длиннометамерная модель). Некоторые АМ образуют несколько ЖФ. Одна и та же ЖФ может сформироваться на основе разных моделей.

Благодарности

Выражаем глубокую признательность Н. Н. Арнаутову и Е. М. Арнаутовой (Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН) за консультации, посадочный материал и специальную литературу, ценные советы и моральную поддержку. Искренне благодарны Г. И. Шаховой (Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН), любезно предоставившей черенки некоторых бегоний, а также Ю. В. Овчинникову и Н. Н. Лащинскому (ЦСБС СО РАН), передавшим ценный материал из естественных мест обитания в Китае и Центральной Америке. Неоценимую помощь при определении некоторых видов нам оказал J. Golding (Nomenclature editor of American Begonia Society). Наблюдения за китайскими бегониями в природе (провинции Юньнань и Сычуань на юго-западе Китая) были проведены одним из авторов благодаря финансовой и организационной поддержке Guan Kaiyun, директора Ботанического сада Китайской академии наук в городе Куньмине, а также содействию куратора коллекции бегоний этого ботанического сада Tian Dai-Ke.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнаутова Е. М. Растения на генеральской подкладке (бегонии) // В мире растений. 2004. № 9. С. 52—61.

Байкова Е. В. Опыт построения жизненных форм рода *Salvia* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 2006а. Т. 91. № 6. С. 856—870.

Байкова Е. В. Род Шалфей: морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск, 2006б. 248 с.

Байкова Е. В., Фершалова Т. Д. Архитектурные модели представителей рода *Begonia* L. при интродукции в закрытом грунте в условиях Центрального сибирского ботанического сада // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира Азиатской России: настоящее и будущее / Матер. Всерос. конф., посвященной 60-летию Центрального сибирского ботанического сада. Новосибирск, 2006. С. 35—58.

Борисова И. В. О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель» // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 10. С. 1360—1367.

Волков И. В. К пространственному подходу в изучении жизненных форм растений // Krylovia. 2000. Т. 3. № 2. С. 7—13.

Воронцов В. В., Кудрявец Д. Б. Бегонии. В доме и саду. М., 2004. С. 91.

Гатцук Л. Е. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976. С. 55—120.

Захарова И. П. Модели побегообразования и жизненные формы некоторых горечавок (*Gentiana* L.) // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 2. С. 74—82.

Коломейцева Г. Л. Морфологические типы орхидных // Бюл. Главн. бот. сада. 2003. Вып. 185. С. 112—137.

Коломейцева Г. Л. Архитектурная модель с детерминированными и недертеминированными побегами в подсемействе *Epidendroideae* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) // Бюл. Главн. бот. сада. 2005. Вып. 189. С. 151—187.

Коломейцева Г. Л. Морфо-экологические особенности адаптации тропических орхидных при интродукции: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 36 с.

Разумовский С. М. Сем. *Begoniaceae* — Бегониевые // Тропические и субтропические растения. М., 1974. С. 175—196.

Савиных Н. П. О соотношении понятий «архитектурная модель» и «модель побегообразования» у трав // Ботанические исследования в азиатской России / Матер. XI съезда Русск. Бот. о-ва. Барнаул, 2003. Т. 2. С. 99—100.

Сенянинова-Корчагина М. В. К вопросу о классификации жизненных форм // Учен. зап. Лен. гос. ун-та. Сер. геогр. 1949. Вып. 5.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология высших растений. М., 1962. 378 с.

Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. 1977. Т. 82. № 5. С. 112—128.

Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 161—179.

Серебрякова Т. И. О вариантах побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений. М., 1987. С. 3—19.

Серебрякова Т. И., Петухова Л. В. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 6. С. 51—65.

Скворцова Н. К. Морфогенез вегетативных органов бегонии клубневой (первый год жизни) // Докл. ТСХА. 1970. Вып. 159. С. 150—154.

Скворцова Н. К. Морфогенез вегетативных органов травянистых поликарпиков с клубнем гипокотильного происхождения (*Begonia tuberhybrida* Voss., *Sinningia speciosa* Nees, *Cyclamen persicum* Mill.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976. 16 с.

Смирнова Е. С. Типы морфологического строения вегетативной сферы // Тропические и субтропические растения. М., 1974. С. 197—203.

Трофимова И. А. Архитектурные модели и биоморфы некоторых видов рода *Vibirnum* L. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 44—45.

Фершалова Т. Д. Интродукция новых видов бегоний в ЦСБС // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. «Нетрадиционные и редкие растения, природные соединения и перспективы их использования. VII Международный симпозиум». Белгород, 2006. Т. 2. С. 307—311.

Шахова Г. И. Бегонии. М., 2005. 95 с.

Шулькина Т. В. Архитектурные модели в семействе *Campanulaceae* s. str., их география и возможные пути преобразования // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 3—16.

Шулькина Т. В. Параллелизм в строении архитектурных моделей травянистых и древесных растений // Жизненные формы: онтогенез и структура. М., 1993. С. 163—168.

Bohmig F. Die Gattung *Begonia*. Berlin, 1955. 268 p.

Catterall E. Begonia // Garden. Encycl. Plants and Flowers / Ed. by C. Brickell. London, 1994. P. 442—444.

Doorenbos J., Sosef M. S. M., Wilde J. J. F. F., de. The sections of *Begonia* // Wageningen Agric. Univ. Papers. 1998. Vol. 98. N 2. P. 1—266.

Golding J., Wasshausen D. C. Begoniaceae. 2nd ed. Washington, 2002. 289 p.

Hallé F., Oldeman R. A. A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, 1970. 178 p.

Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: an archirectural analysis. Berlin, 1978. 441 p.

Kuznetzova T., Notov A. A. Architectural models in *Alchemillinae* (*Rosaceae—Rosoideae*) and their taxonomic implication // The evolution of plant architecture / Abstracts. London, 1995. P. 20—21.

Mabberley D. J. The plant-book: A portable dictionary of the higher plants. Cambridge, 1987. 707 p.

Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.

Rucker K. Begonia // Die Pflanzen in Haus. Stuttgart, 1982. 177—181 p.

Smith B., Wasshausen C., Golding J., Karegeannes E. Begoniaceae. Washington, 1986. Part I. 247 p.

Tebbitt M. C. Begonias: cultivation, identification, and natural history. Portland, 2005. 270 p.

SUMMARY

The structure of shoot systems of some *Begonia* species cultivated in greenhouses of the Central Siberian Botanical Garden (Novosibirsk, Russia) have been described and analyzed. Predominance of nonmodular architectural models with orthotropic or plagiotropic shoots and monopodial nonrhythmical growth was established. Life forms of such plants are adapted to the favourable conditions of tropical rain forests. Transition from monopodial to sympodial axial systems in *Begonia* is usually conditioned by traumatic damage of apex. Modular models with sympodial axes are found in species with the seasonal rhythmic of growth; such plants often have tuberous basal part of stems. Individual and intraspecific polymorphism in structure of shoots was revealed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 (234.83)

© А. С. Стенина

ДИАТОМОВЫЕ (*BACILLARIOPHYTA*) В УСТЬЯХ РЕК БЕЛАЯ КЕДВА И СЮЗЬЮ (ТИМАНСКИЙ КРЯЖ, РЕСПУБЛИКА КОМИ)

A. S. STENINA. DIATOMS (*BACILLARIOPHYTA*) IN THE MOUTHS OF THE BELAYA KEDVA AND THE SUZYU RIVERS (TIEMAN RIDGE, KOMI REPUBLIC)

Институт биологии Коми научного центра
167982 Сыктывкар, Коммунистическая, 28
Факс (8212) 24-01-63
E-mail: stenina@ib.komisc.ru
Поступила 19.07.2006
Окончательный вариант получен 22.11.2006

Приводятся первые данные о составе диатомовых водорослей и структуре их сообществ в двух реках и озере карстового района Тиманского кряжа. Систематический список включает 206 видов с разновидностями и формами с указанием максимального обилия в каждом водоеме. Дан анализ таксономической и эколого-географической структуры флоры. Выявленные особенности доминирующих комплексов определяются преимущественно физико-химическими (pH, минерализация) условиями среды.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, предгорно-таежные реки, карст, Тиман, Республика Коми.

Водные экосистемы карстовых территорий в альгологическом отношении изучены слабо, лишь немногочисленные работы посвящены характеристике отдельных таксономических групп водорослей или альгоценозов (Таусон, 1954; Гецен, 1971; Есырева, 1978; Экологическая.., 2004; Гусев, 2005; Шабалина, 2005, и др.). Имеющиеся данные касаются в большей степени стоячих водоемов. К числу рек, протекающих через территории с карстовыми проявлениями, относятся Белая Кедва и Сюзью (рис. 1), истоки которых находятся в отрогах южной части Тиманского кряжа. Река Белая Кедва является левой составляющей р. Кедва, которая вместе с Сюзью впадает в р. Ижма (приток Печоры). Реки протекают по территории, относящейся к особо охраняемым в муниципальном объединении «Город Ухта» Республики Коми. В бассейне верхнего течения р. Белая Кедва расположен комплексный заказник, за-

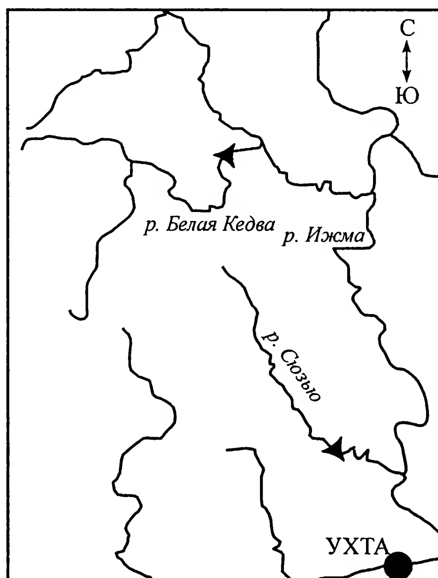


Рис. 1. Карта-схема расположения точек исследования на реках Сюзью и Белая Кедва.

нимающий ее долину и прилегающие склоны Каменноугольной гряды Тиманского кряжа (Система.., 1996). Р. Сюзью — водный памятник природы. В обеих реках запрещен лов рыбы. К западу от заказника «Белая Кедва» разрабатывается месторождение бокситов, в настоящее время охраняемая территория находится вне зоны действия рудника. Сведения о водорослях этих водотоков до настоящего времени отсутствовали.

Цель работы — представление результатов изучения состава и доминирующих комплексов диатомовых водорослей рек Сюзью, Белая Кедва и пойменного озера в ее бассейне. Данные об этой индикаторной группе водорослей представляют особый интерес, учитывая планируемое расширение Средне-Тиманского бокситового рудника.

Материал и методика

Реки Сюзью (63°44′ с. ш., 53°43′ в. д.) и Белая Кедва (64°19′ с. ш., 53°03′ в. д.) обследованы выше устья. Берега рек песчаные и каменистые, большей частью пологие, местами обрывистые. Скорость течения около 0.6 м/с, глубина 0.4—1.5 м. Плесы чередуются с перекатами. Грунт валунный, валунно-галечный и галечный. Вдоль берегов растут осоки и нардосмия, на камнях — зеленые мхи. Озеро 300 м дл., мелководное (1.5 м), имеет сток в реку. Донные отложения илистые. Осоки и хвощи образуют кайму вдоль заболоченных берегов, на дне — зеленые мхи и нитчатые водоросли. Температура воды 14.6—18.8 °С.

Альгологические пробы отобраны О. А. Лоскутовой в июне 2001 г. во время комплексных исследований в рамках международной экспедиции. Диатомовые изучены в постоянных препаратах после обработки проб серной кислотой, при увеличении ×1000 с использованием современных определителей (Krammer, Lange-Bertalot, 1986 и др.; Диатомовые.., 1992). Состав водорослей в водоемах сравнивали с помощью коэффициента Сёренсена—Чекановского (Шмидт, 1984). Индексы (Песенко, 1982) видового разнообразия: эквитабильности (E), Пиелоу (PIE), Шеннона (H), Симпсона (S), Шелдона (SH), Бергера—Паркера (D) рассчитаны на основе относительного обилия. Анализ состава дается на уровне таксонов рангом ниже рода, учитывая современную неустойчивость их таксономического положения. В списке порядок родов дан в соответствии с определителем (Диатомовые.., 1988), виды в пределах рода расположены в алфавитном порядке. Обилие диатомовых оценено по шестибалльной шкале (Гецен и др., 1994). К доминирующему комплексу отнесены виды с обилием 6 (доминант), 5—4 (субдоминанты) и 3 балла (сопутствующие виды).

Результаты и обсуждение

Выявлено 206 видов с разновидностями и формами диатомовых водорослей из 31 рода и 16 семейств (табл. 1). Первое место в таксономической структуре занимает сем. *Naviculaceae* (74 таксона, или 35.9 %), второе—третье места принадлежат *Fragilariaceae*, *Bacillariaceae* (по 22 таксона, или по 10.7 %) и *Cymbellaceae* (19 таксонов, 9.2 %). Далее по разнообразию располагаются семейства *Achnanthaceae* (18 таксонов, 8.7 %) и *Gomphonemataceae* (12 таксонов, 5.8 %), остальные включают 1—9 видов. Род *Navicula* наиболее богат, он представлен 42 видами с разновидностями (20.4 %). Вдвое меньше разнообразие *Nitzschia* — 21 (10.2 %) и *Fragilaria* — 20 таксонов (9.7 %). Более десяти представителей в родах *Cymbella* —

ТАБЛИЦА 1

Таксономический список диатомовых водорослей в исследованных водных объектах

Таксон	ГБ	АС	БГ	Водный объект		
				Сюзью	Белая Кедва	озеро
Stephanodiscus hantzschii Grun.	hl	alb	c		1	
S. minutulus (Kütz.) Cl. et Möll.	i	al	c		1	
Melosira varians Ag.	hl	al	c	3	3	2
Aulacoseira italica (Kütz.) Sim.	i	i	c	1	2	3
A. subarctica (O. Müll.) Haworth.	i	al	aa			2
A. valida (Grun.) Krammer	i	al	aa			1
Fragilaria acus (Kütz.) Lange-Bert.	i	al	c	1	1	
F. bicapitata A. Mayer	hb	ac	b	1		
F. brevistriata Grun. (=F. brevistriata var. elliptica Hérib.)	i	al	c	1		
F. capucina Desm. var. *capucina*	hl	al	c		2	
F. capucina var. *mesolepta* Rabenh.	i	al	c		3	
Fragilaria constricta Ehr.	i	ac	aa	1		
F. construens (Ehr.) Grun. f. *construens*	i	al	c	1	2	3
F. construens f. *binodis* (Ehr.) Hust.	i	al	c		1	
F. construens f. *venter* (Ehr.) Hust.	i	al	c	1		3
F. danica (Kütz.) Lange-Bert.	i	al	c	3	3	1
F. delicatissima var. *angustissima* (Grun.) Lange-Bert.	i	al	c			2
F. leptostauron (Ehr.) Hust. var. *leptostauron*	hb	al	b	1	2	2
F. leptostauron var. *dubia* Grun.	hb	al	b			1
F. leptostauron var. *rhomboides* Grun.	hb	al	b		1	
F. minuscula (Grun.) Williams et Round	hl	i	c	5		
F. parasitica var. *subconstricta* Grun.	i	al	c		1	1
F. pinnata Ehr. (вкл. *F. pinnata* var. *lancettula* (Schum.) Hust.)	hl	al	c		5	6
F. radians (Kütz.) Lange-Bert.	i	al	c			1
F. vaucheriae (Kütz.) B. Peters.	i	al	c	4	4	3
F. ulna (Nitzsch) Lange-Bert.	i	al	c	3	3	2
Opephora martyi Hérib.	i	al	b		3	4
Hannaea arcus (Ehr.) Kütz.	hb	al	aa		1	
Diatoma hyemalis (Roth) Heib.	i	i	aa		3	2
D. mesodon (Ehr.) Kütz.	hb	al	aa		4	2
D. tenuis Ag.	hl	al	c	2	4	1
D. vulgaris Bory morphotyp *linearis*	i	al	c	1	1	1
D. vulgaris morphotyp *ovalis*	i	al	b	1		
Meridion circulare (Grév.) Ag. var. *circulare*	hb	al	c	6	5	1
M. circulare var. *constrictum* (Ralfs) V. H.	hb	i	c	3	1	
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz.	i	i	b		1	
T. flocculosa (Roth.) Kütz.	hb	ac	aa	1	1	
Navicula angusta Grun.	i	i	c		1	2
N. bacillum Ehr.	i	al	c		2	1
N. capitata Ehr. var. *capitata*	hl	al	c	2	3	2
N. capitata var. *hungarica* (Grun.) Ross	hl	alb	c	1		1
N. capitatoradiata Germain	hl	al	c	2	1	
N. clementioides Hust.*	hl	alb	c			1
N. costulata Grun.	hl	al	b		1	1
N. cryptocephala Kütz.	i	al	c	3	4	4
N. cuspidata Kütz.	i	al	c			2
N. declivis Hust.*	—	ac	b	1		1
N. elginensis (Greg.) Ralfs	i	al	c	1	1	2

Таксон	ГБ	АС	БГ	Водный объект		
				Сюзью	Белая Кедва	озеро
Navicula explanata Hust.*	i	i	b	1	1	3
N. gastrum Ehr.	i	i	c			1
N. gregaria Donk.	mh	al	c	2	1	
N. laevissima Kütz.	hb	i	c			3
N. menisculus Schum.	hl	al	c	2	3	3
N. minima Grun.	i	al	c	1		1
N. minuscula Grun.	i	al	c	3	3	2
N. monoculata Hust.*	i	—	c	1		
N. mutica Kütz.	hl	al	c	1		
N. oblonga Kütz.	i	al	c		2	3
N. occulta Krasske*	—	—	b	1		
N. pelliculosa (Bréb.) Hilse	i	al	c	1		
N. placentula (Ehr.) Grun.	i	al	c	1	1	1
N. protracta (Grun.) Cl.	hl	al	c	1		
N. pseudanglica Lange-Bert.	i	al	c			1
N. pseudolanceolata Lange-Bert.	hl	al	c		2	3
N. pseudoscutiformis Hust.	i	i	aa			2
N. pupula Kütz. var. *pupula*	hl	i	c	1	3	3
N. pupula var. *mutata* (Krasske) Hust.	hl	i	c	1		
N. radiosa Kütz.	i	i	b	3	3	6
N. reinhardtii Grun.	i	i	c		2	2
N. rhynchocephala Kütz.	hl	i	c	2		2
N. seminulum Grun.	i	ac	c	1		
N. slesvicensis Grun.	hl	al	c	1		1
N. striolata (Grun.) Lange-Bert.	i	al	—			1
N. tripunctata (O. Müll.) Bory	hl	al	c	1	3	3
N. trivialis Lange-Bert.*	hl	al	c			3
N. tuscula (Ehr.) Grun.	i	al	c		1	1
N. veneta Kütz.	hl	al	c		2	3
N. viridula (Kütz.) Ehr. var. *viridula*	hl	al	c		1	1
N. viridula var. *linearis* Hust.*	hb	al	c		1	2
Stauroneis anceps Ehr. var. *anceps*	i	i	c	1	2	2
S. anceps var. *hyalina* Perag. et Brun	i	al	b			3
S. kriegerii Patr.	hl	i	c		1	
S. lauenburgiana Hust.*	—	—	aa			2
S. phoenicenteron Ehr.	i	i	c		1	2
S. smithii Grun.	i	al	b	1	1	2
Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabenh.	i	al	c	1	1	3
G. attenuatum (Kütz.) Rabenh.	i	al	c	1		
Pinnularia borealis Ehr.	i	ac	c		1	
P. gibba Ehr. var. *gibba*	i	i	c			1
P. gibba var. *linearis* Hust.	i	i	b			3
P. hemiptera (Kütz.) Cl.	i	ac	c	1		1
P. ignobilis (Krasske) A. Cl.	hb	—	aa	1		
P. interrupta W. Sm.	i	i	c	1	1	1
P. mesolepta (Ehr.) W. Sm.	i	al	c			1
P. microstauron (Ehr.) Cl. var. *microstauron*	i	i	c	1	1	2
P. microstauron var. *brebissonii* (Kütz.) Mayer	1	ac	c			1
P. nodosa Ehr.	i	i	aa			1
P. stomatophora Grun.	hb	ac	aa			1

Таксон	ГБ	АС	БГ	Водный объект		
				Сюзью	Белая Кедва	озеро
Pinnularia viridis (Nitzsch) Ehr.	i	i	c	1	1	1
Caloneis alpestris (Grun.) Cl.	i	al	aa		1	1
C. bacillum (Grun.) Cl.	i	al	c	3	1	2
C. silicula (Ehr.) Cl.	i	al	c		1	2
C. tenuis (Greg.) Krammer	hb	i	c	1		
Diploneis elliptica (Kütz.) Cl.	i	al	c	1	1	
D. oculata (Bréb.) Cl.	i	al	c		1	3
Neidium ampliatum (Ehr.) Krammer	hb	i	c	1		2
N. binodis (Ehr.) Hust.	i	i	b		1	
N. bisulcatum (Lagerst.) Cl.	hb	ac	b			1
N. dubium (Ehr.) Cl.	i	al	c	1	1	1
Amphipleura pellucida Kütz.	i	al	c	1	3	2
Frustulia vulgaris (Thw.) D. T.	i	al	c	1	2	
Cocconeis pediculus Ehr.	hl	al	c	3	3	1
C. placentula Ehr. var. *placentula*	i	al	c	3	6	3
C. placentula var. *euglypta* (Ehr.) Cl.	i	al	c	3	3	
C. placentula var. *lineata* (Ehr.) V. H.	i	al	b		3	1
Achnanthes clevei var. *rostrata* Hust.	i	al	b		1	
A. kryophila B. Peters.	hb	ac	aa	1	2	
A. laevis Oestr.*	hb	ac	aa	1	1	
A. lanceolata (Bréb.) Grun. subsp. *lanceolata*	i	al	c	3	4	3
A. lanceolata var. *haynaldii* (Schaarshmidt) Cl.	i	al	c		2	
A. lanceolata subsp. *rostrata* (Oestr.) Lange-Bert.	i	al	c	1	3	
A. laterostrata Hust.	i	i	aa	2	3	2
A. linearis (W. Sm.) Grun. var. *linearis*	i	i	c		2	3
A. linearis var. *cryptocephala* Shesh.	—	—	—	1	4	
A. minutissima Kütz.	i	i	c	1	5	3
A. pusilla (Grun.) D. T.	i	i	b	2		
A. rossii Hust.	hb	i	aa	1		2
A. subatomoides (Hust.) Lange-Bert.	hb	ac	aa	1		
A. suchlandtii Hust.	hb	ac	aa	3		
Eunotia bilunaris (Ehr.) Mills var. *bilunaris*	hb	ac	c	1	1	1
E. bilunaris var. *mucophila* Lange-Bert. et Nörp.	i	i	c	1		1
E. curtagrunowii Nörp.-Schempp et Lange-Bert.	hb	ac	aa	1		
E. formica Ehr.	i	ac	c			1
E. paludosa var. *trinacria* (Krasske) Nörp.*	hb	ac	b		1	
E. praerupta Ehr.	hb	ac	c	1	1	
Rhoicosphenia abbreviata (Ag.) Lange-Bert.	hl	al	c	2	4	1
Cymbella affinis Kütz.	i	al	c		1	
C. cistula (Ehr.) Kirchn.	i	al	c		1	1
C. cuspidata Kütz.	i	i	c		1	1
C. cymbiformis Ag. var. *cymbiformis*	i	al	c			2
C. cymbiformis var. *nonpunctata* Font.	i	al	b			1
C. ehrenbergii Kütz.	i	alb	c		1	1
C. helvetica Kütz.	i	al	c		1	
C. lanceolata (Ehr.) Kirchn.	i	al	b		2	1
C. minuta Hilse	i	i	c	3	5	3
C. naviculiformis Auersw.	i	al	b	1	1	3
C. perpusilla A. Cl.	hb	ac	c		2	
C. reichardtii Krammer*	—	i	aa		3	

Таксон	ГБ	АС	БГ	Водный объект		
				Сюзью	Белая Кедва	озеро
Cymbella silesiaca Bleisch	i	i	c	1		
C. sinuata Greg.	i	i	b	1	3	1
C. subaequalis Grun.	i	al	b	1	1	2
C. subcuspidata Krammer	i	ac	aa		1	2
Amphora libyca Ehr.	i	al	c		3	3
A. ovalis Kütz.	i	al	c		2	1
A. pediculus (Kütz.) Grun.	i	al	c	3	3	1
Gomphonema acuminatum Ehr.	i	i	c	2	1	2
G. angustatum (Kütz.) Rabenh.	i	al	c	4		
G. brebissonii Kütz.	i	al	c		2	1
G. clavatum Ehr.	i	i	c	2	2	1
G. gracile Ehr.	i	al	c	1		
G. lanceolatum Ehr.	i	i	b		2	1
G. olivaceoides Hust.	i	al	b		2	3
G. olivaceum var. *calcareum* (Cl.) Cl.	i	al	b		3	2
G. olivaceum var. *minutissimum* Hust.	i	al	b		2	
G. parvulum (Kütz.) Grun.	i	i	c	3		1
G. tackei Hust.*	—	—	b	1		
G. truncatum Ehr.	i	al	c	3		2
G. ventricosum Greg.	i	i	aa		1	
Didymosphenia geminata (Lyngb.) M. Schmidt	i	i	aa	1	3	2
Epithemia adnata (Kütz.) Bréb. var. *adnata*	i	alb	c	1		1
E. adnata var. *porcellus* (Kütz.) Patr.	i	al	c	3		1
E. adnata var. *saxonica* (Kütz.) Patr.	i	al	c	1		2
E. sorex Kütz.	hl	al	b	3	2	1
E. turgida (Ehr.) Kütz. var. *turgida*	hl	al	b	2	3	1
E. turgida var. *granulata* (Ehr.) Grun.	hl	al	b	1	1	1
E. turgida var. *westermannii* (Ehr.) Grun.*	i	al	b	1	2	1
Rhopalodia gibba (Ehr.) O. Müll. var. *gibba*	i	al	c	3	3	2
R. gibba var. *ventricosa* (Ehr.) Grun.	i	al	b	1	1	2
Nitzschia acicularis (Kütz.) W. Sm.	i	al	c			3
N. acula Hantzsch	i	al	b			2
N. amphibia Grun.	i	al	c		1	1
N. communis var. *minuta* Bleisch	i	al	c			1
N. dissipata (Kütz.) Grun.	i	al	c	1	3	2
N. fonticola Grun.	i	alb	c	3	4	3
N. frustulum (Kütz.) Grun. var. *frustulum*	hl	al	c			1
N. frustulum var. *perminuta* Grun.	hl	al	b	1	1	
N. gandersheimiensis Krasske	hl	al	c	1		
N. gracilis Hantzsch	i	al	c	1		3
N. homburgiensis Lange-Bert. (=*N. thermalis* var. *minor* Hilse)	hl	al	c	1		
N. linearis W. Sm.	i	al	c		2	3
N. palea (Kütz.) W. Sm. var. *palea*	i	i	b	3	3	5
N. palea var. *capitata* Wisl. et Poretzky	i	i	b		3	1
N. paleacea Grun.	i	al	c			3
N. recta Hantzsch	i	al	c	2	2	3
N. scalpelliformis (Grun.) Grun.	mh	al	c	1		
N. sigmoidea (Ehr.) W. Sm.	i	al	c			1
N. sublinearis Hust.	i	al	b			1

Таксон	ГБ	АС	БГ	Водный объект		
				Сюзью	Белая Кедва	озеро
Nitzschia vermicularis (Kütz.) Grun.	i	i	c		1	3
N. vitrea Norman	mh	alb	c		1	
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	i	al	c	1	1	2
Surirella angustata Kütz.	i	al	c	2	2	1
S. brebissonii Krammer et Lange-Bert.	i	al	c		1	
S. minuta Bréb.	i	al	c	1		
S. turgida W. Sm.	i	i	b	1		
Cymatopleura elliptica (Bréb.) W. Sm.	i	al	b		1	
C. solea (Bréb.) W. Sm.	i	al	c	1	2	1

Примечание. ГБ — группы галобности, отношение к содержанию солей в воде: i — индифферент, hb — галофоб, hl — галофил, mh — мезаголаб; АЦ — группы ацидофильности, отношение к кислотности среды: i — индифферент, ac — ацидофил, al — алкалифил, alb — алкалибионт; БГ — биогеографические элементы: aa — аркто-альпийский, b — бореальный, c — космополит; «—» данные отсутствуют. Цифрой обозначено максимальное обилие.

16 (7.8 %), *Achnanthes* — 14 (6.8 %), *Pinnularia* — 12 (5.8 %) и *Gomphonema* — 11 таксонов (5.3 %). Основу флоры образуют космополиты (67 %), среди остальных диатомовых бореальная группа значительно превосходит аркто-альпийскую (20 и 12 %). Найдены 13 таксонов (в списке обозначены *), сведения о которых отсутствуют в сводных указателях (Водоросли.., 1971, 1983) или единично указываются в более поздних работах. Дополнительно для современной флоры Европейского Северо-Востока (Лосева и др., 2004) приводится *Caloneis alpestris*.

Разнообразие диатомовых в исследованных водоемах различно. При почти равном количестве семейств и родов (рис. 2) наибольшее число таксонов низкого ранга выявлено в озере, а наименьшее — в р. Сюзью. Во флоре всех водоемов ведущую роль играет род *Navicula*; в озере он представлен богаче, чем в реках. Видовое богатство остальных родов неоднородно. В р. Белая Кедва второе—четвертое места занимают *Cymbella*, *Fragilaria*, *Achnanthes* и *Nitzschia*. В Сюзью видов *Cymbella* мало, последовательность остальных родов такая же. Озеро отличается разнообразием *Nitzschia* и *Pinnularia*.

Более половины видового состава в целом — донные диатомовые (51 %), эпифитов значительно меньше (29 %), а истинно планктонные представители малочисленны (5 %). В каждом из водных объектов донные виды также наиболее разнообразны (табл. 2). При этом экологическая структура состава отличается от таковой в некоторых других реках, где более половины водорослей приходится на группу эпифитов (Стенина, 1993; Беляева, 2004; Комулайнен, 2004). Значительная доля донных водорослей в реках Белая Кедва и Сюзью обусловлена высоким уровнем воды, заливающей прибрежные экотопы в период половодья, и слабым развитием макрофитов. По отношению к содержанию солей наиболее разнообразны индифференты (68 %). Доля галофилов с мезогалобами (16 %) несколько выше, чем галофобов (13 %). Разнообразию и развитию алкалифильных видов (64 %) способствует нейтральный и слабощелочной характер среды вследствие преобладания карбонатных пород в бассейнах этих рек. Ацидофильных видов мало (10 %) и большинство их единичны по обилию.

Преобладание во флоре и в доминирующих комплексах индифферентных по отношению к солености и алкалифильных диатомовых является общей чертой

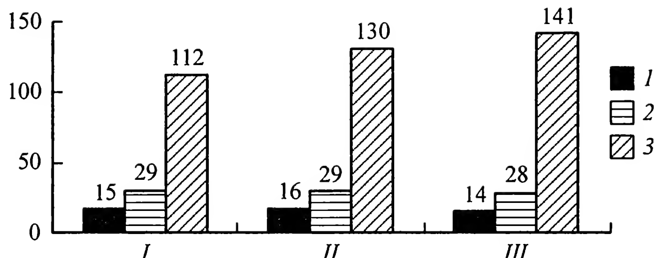


Рис. 2. Флористическое богатство диатомовых водорослей в водных объектах Среднего Тимана.
По оси абсцисс — водные объекты; по оси ординат — число таксонов; *1* — семейств, *2* — родов, *3* — видов с разновидностями и формами. Водные объекты: *I* — р. Сюзью, *II* — р. Белая Кедва, *III* — пойменное озеро.

исследованных водоемов. Однако соотношение отдельных экологических групп в них различно (табл. 2). В р. Белая Кедва и озере среди ценотически значимых видов больше галофилов. Это соответствует более высокой минерализации (153.0 и 165.0 мг/дм^3) и электропроводности воды в них (175.0 и 191.0 мкС/см) по сравнению с р. Сюзью (46.0 мг/дм^3, 62.0 мкС/см). Разнообразие алкалифилов и их роль в формировании сообществ в Белой Кедве и озере также выше в условиях слабощелочной pH (7.9 и 7.6), чем в Сюзью при pH = 7.0.

Различия по соотношению видов-индикаторов содержания легко окисляемых веществ незначительны. В р. Сюзью, особенно в доминирующем комплексе, наибольшее количество толерантных водорослей: ксено-β-, о-β- и о-α-мезосапробов (табл. 3). Виды-индикаторы загрязнения малочисленны, оценки их обилия не превышают 3 баллов. Большинство диатомовых р. Белая Кедва — также широко приспособленные виды, но в доминирующем комплексе существенна доля и β-мезосапробов. Последние наиболее многочисленны среди видов доминирующего комплекса в озере.

Сравнение состава диатомовых водорослей водотоков и озера показало, что он сходен более чем наполовину. Большее сходство характерно для р. Белая Кедва и пойменного озера (K = 0.68) благодаря их связи и частичному обмену видами, особенно в периоды половодья. Менее сходны между собой реки (0.56). Выявленное сходство обеспечивается в основном видами с низким обилием, которые постоянно присутствуют в водотоках, но не играют ценотической роли. Для состава доминирующих комплексов в реках характерно меньшее сходство — 0.49. Еще больше отличаются доминирующие комплексы озера и рек: Белая Кедва — 0.38, Сюзью — 0.25. Различия основных видов определяются в первую очередь особенностями гидрохимического режима и характером субстратов.

Преобладающий тип альгоценоза в исследованных водотоках — перифитон. В р. Сюзью диатомовые обильны, но в массе найдены лишь на осоке. Состав доминирующих комплексов эпифитона и эпилитона сходен. На камнях переката и в обрастаниях осоки у берега преобладают эвритопный вид *Meridion circulare* (доминант), а также характерные для дна и обрастания *Fragilaria vaucheriae* и *F. minuscula*. Комплекс сопутствующих диатомовых разнообразен и состоит из 19 представителей 13 родов. В их числе типичные для рек виды: донно-планктонный *Melosira varians* и эпифиты *Cocconeis pediculus*, *Gomphonema angustatum*, *Epithemia sorex*.

Р. Белая Кедва характеризуется высоким обилием диатомовых в обрастаниях мха на камнях переката. Доминирует эпифит *Cocconeis placentula*. Субдоминан-

ТАБЛИЦА 2

Распределение эколого-географических групп диатомовых водорослей по местообитаниям, галобности и распространению pH

Группа водорослей	Водный объект			Всего
	Сюзью	Белая Кедва	озеро	
	По местообитанию			
Планктонные	4/1	6/0	5/2	10
Эпифиты	33/12	42/15	38/7	60
Донные	52/7	63/17	77/24	105
Промежуточные группы	23/7	19/10	21/4	31
	По галобности			
Галофобы	15/3	14/2	11/1	26
Индифференты	70/20	92/28	106/29	140
Галофилы	21/4	20/10	22/7	31
Мезогалобы	2/0	2/0	—	3
	По pH			
Ацидофилы	12/1	9/0	8/0	21
Индифференты	26/5	29/9	34/9	47
Алкалифилы и алкалибионты	69/21	91/32	97/28	131
	Биогеографические группы			
Аркто-альпийские	11/1	12/5	13/0	24
Бореальные	19/3	27/6	27/7	41
Космополиты	81/23	90/30	100/30	139

Примечание. Числитель — всего таксонов, знаменатель — число таксонов с обилием 3—6 баллов. В таблице не приведены группы видов с неизвестными данными.

тами являются также эпифиты *Achnanthes linearis* var. *cryptocephala*, *Rhoicosphenia abbreviata*, *Cymbella minuta* и характерный для литорали вид *Fragilaria pinnata*. Им сопутствуют 27 таксонов из 13 родов. Среди них реофильные виды *Melosira varians*, *Cocconeis pediculus*, *Cymbella sinuata*, *Diatoma hyemalis*, *D. mesodon* и *Didymosphenia geminata*. Три последних — типичные обитатели холодных текучих вод. На нардосмии преобладает *Cymbella minuta*. Субдоминантами являются выше

ТАБЛИЦА 3

Сапробиологические группы диатомовых водорослей в водоемах

Группа водорослей	Водный объект		
	Сюзью	Белая Кедва	озеро
Ксеносапробы	3/0	5/3	6/0
Ксено-олигосапробы	5/1	10/1	3/1
Олигосапробы	16/2	13/1	15/2
β-мезосапробы	27/8	33/14	37/12
α-β-мезосапробы	19/3	19/8	20/8
α-мезосапробы	5/2	5/2	9/5
Ксено-β-мезосапробы, о-β, о-α-мезосапробы	29/11	43/13	37/7

Примечание. Виды с неизвестными характеристиками не включены.

указанные представители родов *Cocconeis*, *Achnanthes*, *Fragilaria*, а также *Meridion circulare*, эпифит *Achnanthes lanceolata*, планктонно-донный вид *Diatoma tenuis*, донно-эпифитные *F. vaucheriae*, *Navicula cryptocephala*, *Nitzschia fonticola*. В сопутствующем комплексе 18 видов из 10 родов. Реофильных видов здесь значительно меньше, что обусловлено замедленным течением в прибрежных участках реки.

В озере масса диатомовых сосредоточена на неприкрепленных к субстрату нитчатых водорослях, т. е. в метафитоне. Он состоит преимущественно из донных видов. Доминирует в этом сообществе *Navicula radiosa*, субдоминанты — *Fragilaria pinnata*, *Nitzschia palea*, а также эпифитно-донные *Opephora martyi* и *Navicula cryptocephala*. Эпифиты из родов *Cocconeis*, *Achnanthes* и *Cymbella* являются сопутствующими. Более высоким обилием в этом биотопе отличаются *Cymbella naviculiformis* и *Gomphonema olivaceoides*. В фитобентосе диатомовые малочисленны и доминант не выделяется. В основе сообществ 18 представителей из 7 родов: *Fragilaria*, *Navicula*, *Gyrosigma*, *Cocconeis*, *Achnanthes*, *Amphora* и *Nitzschia*, большинство из них — донные виды. Фитопланктон слабо развит, из типичных для сообщества видов отмечен лишь *Aulacoseira italica*.

Структура диатомовых комплексов непланктонных сообществ в исследованных водных объектах довольно выровненная (табл. 4) благодаря равномерному развитию видов в начальный период вегетации. Более сложным оказался эпифитон, в нем не отмечены виды с высокой степенью доминирования, так как наибольшее относительное обилие составило всего 13.8 % для *Cymbella minuta*. Обилие самых многочисленных видов в других сообществах несколько выше: *Meridion circulare* — 21.5 (эпилитон) и *Navicula radiosa* — 24.7 % (метафитон). Это отражено в виде самых высоких значений всех индексов видового разнообразия, но особенно индексов Симпсона и Бергера—Паркера, для эпифитона.

По разнообразию диатомовых водорослей исследованные водотоки близки к уральским предгорным притокам Печоры: рекам Светлый Вуктыл — 127, Малый Паток (Стенина, 2004) и Щугор — по 133 таксона (Шубина, 1986). Состав основных видов сходен с таковым в других тиманских реках — Нибель и Сойва (Гецен, 1971), а также в предгорных таежных реках Урала (Шубина, 1986; Стенина, 2004, 2005). При этом во всех водотоках наибольшее развитие диатомовых наблюдается в перифитоне. Общими являются широко распространенные *Meridion circulare*, *Navicula cryptocephala*, *N. radiosa*, *Cocconeis pediculus*, *Achnanthes minutissima*, *Cymbella minuta*, *Melosira varians*, а также некоторые виды родов *Fragilaria*, *Gomphonema*, *Epithemia*, *Rhopalodia* и другие, предпочитающие условия медленного течения. Отличие заключается в более высоком обилии в реках Белая Кедва и Сюзью *Cocconeis placentula*, *Achnanthes linearis* var. *cryptocephala* и галофилов *Fragilaria minuscula*, *Diatoma tenuis*, *Navicula tripunctata*. Для бассейна Белой Кедвы характерна

ТАБЛИЦА 4

Индексы видового разнообразия диатомовых комплексов в прикрепленных сообществах исследованных водных объектов

Сообщество	E	PIE	H	S	SH	D
Эпилитон	0.77	0.90	1.24	10.07	3.45	4.66
Эпифитон	0.87	0.94	1.32	16.11	3.73	7.22
Метафитон	0.77	0.88	1.12	8.12	3.07	4.05

Примечание. Индексы: E — эквитабильности, PIE — Пиелоу, H — Шеннона, S — Симпсона, SH — Шелдона, D — Бергера—Паркера.

также частая встречаемость галофила *Rhoicosphenia abbreviata*. Нередки в исследованных тиманских реках *Navicula explanata*, *Caloneis bacillum*, *Cymbella reichardtii*, *Nitzschia recta* и галофилы *Navicula capitata*, *N. menisculus*. По имеющимся данным (Шубина, 1986; Стенина, 2004, 2005), они отсутствуют или единичны в большинстве горно-таежных рек западного склона Урала. В последних не отмечены также *N. reinhardtii*, *Epithemia turgida* var. *westermannii*, галофилы *Navicula clementioides*, *N. costulata*, *N. protracta*, *N. slesvicensis*, *N. viridula* и мезогалоб *N. gregaria*. Более половины перечисленных диатомовых являются галофилами. Это своеобразие флоры определяется в основном спецификой карстовых рек, для которых характерна повышенная минерализация воды (Власова, 1988). Физико-химическими свойствами среды обитания обусловлена и единичная встречаемость галофобных, ацидофильных диатомовых. По сравнению с другими северными реками (Гецен, 1971; Шубина, 1986; Стенина, 2004, 2005; Биоресурсы.., 2004; Комулайнен, 2004) разнообразие и обилие *Tabellaria*, *Eunotia*, *Pinnularia* и *Frustulia* в точках исследования очень низкие. Оптимальные значения электропроводности для многих представителей этих родов (Potapova, Charles, 2003) ниже, чем в тиманских водоемах, что наряду со щелочной реакцией водной среды ограничивает их развитие. В р. Сылва, протекающей также по карстовой территории (Беляева, 2004), таксономическая структура диатомовых водорослей сходная. Общими с тиманскими реками являются и некоторые ведущие виды — *Cocconeis placentula*, *C. pediculus*, *Navicula cryptocephala*, *N. radiosa*, *Achnanthes lanceolata*, *A. minutissima* и *Cymbella ventricosa*. Однако в перифитоне р. Сылва не встречается *Hannaea arcus*, а среди ведущих видов не отмечен *Meridion circulare*. Слабое развитие или отсутствие их в реках карстовых районов может быть связано с химическим составом вод и гидрологическими особенностями водотоков.

Проведенные исследования позволяют заключить, что состав диатомовых водорослей в реках Сюзью, Белая Кедва и пойменном озере ее бассейна разнообразен и включает 206 таксонов рангом ниже рода. В таксономической структуре флоры преобладают семейства *Naviculaceae* (74), *Fragilariaceae*, *Bacillariaceae* (по 22) и *Cymbellaceae* (19 таксонов). Преобладание представителей бореальной группы над аркто-альпийской подчеркивает таежный характер альгофлоры. Соотношение экологических групп обусловлено распространением в этом карстовом районе карбонатных пород и повышенной минерализацией воды, вследствие чего большинство выявленных диатомовых — алкалифилы; существенную долю составляют галофилы с мезогалобами. Неоднородность экологической структуры и различие доминирующих комплексов в водных объектах обусловлены преимущественно особенностями минерализации и pH воды. Реки Белая Кедва и Сюзью в основном сходны с другими предгорными таежными реками Урала по составу доминирующих комплексов. Однако наряду с обычными видами они включают ограниченно распространенные диатомовые — *Achnanthes laterostrata*, *A. linearis* var. *cryptocephala*, *A. suchlandtii*, *Cymbella reichardtii*, *Diploneis oculata*, *Gomphonema olivaceoides*, *Navicula explanata*, *N. laevissima*, *N. oblonga*, *N. trivialis*, *Stauroneis anceps* var. *hyalina*.

Благодарности

Автор благодарен О. А. Лоскутовой (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) за отбор проб и В. А. Даувальтеру (Институт проблем промышленной экологии Севера, Карельский НЦ РАН) за данные гидрохимического анализа.

Работа выполнена в рамках международного проекта «Sustainable development of the Pechora Region in a Changing Environment and Society (SPICE)», контракт EC № ICA2-CT-2000-10018.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляева П. Г. Фитоперифитон предгорной реки Сылва (бассейн Камы) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 435—449.

Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала / В. Д. Богданов, Е. Н. Богданова, А. Л. Гаврилов и др. Екатеринбург, 2004. 167 с.

Власова Т. А. Гидрохимия главных рек Коми АССР. Сыктывкар, 1988. 150 с.

Водоросли: Сводный указатель к отечественной библиографии по водорослям за 1937—1960 гг. Л., 1971. 624 с.

Водоросли: Указатель к «Библиографии советской литературы по водорослям за 1961—1970 гг. Л., 1983. 460 с.

Гецен М. В. Альгофлора водоемов в долине Средней Печоры // Биология северных рек на древне-озерных низинах. Сыктывкар, 1971. С. 16—26. (Тр. Коми фил. АН СССР; № 22).

Гецен М. В., Стенина А. С., Патова Е. Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург, 1994. 148 с.

Гусев Е. С. Сезонная периодичность доминирующих видов диатомовых водорослей в карстовых озерах Владимирской области // Тез. докл IX школы диатомологов России и стран СНГ. Борок, 2005. С. 31.

Диатомовые водоросли СССР. Л., 1988. Т. II. Вып. 1. 116 с.; 1992. Т. II. Вып. 2. 189 с.

Есырева В. И. К изучению водорослей карстовых воронок Горьковской области // Новости систематики низших растений. СПб., 1978. Т. 15. С. 14—22.

Комулайнен С. Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2004. 182 с.

Лосева Э. И., Стенина А. С., Марченко-Вагапова Т. И. Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2004. 156 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.

Система особо охраняемых природных территорий Республики Коми: Пояснительная записка к карте «Охраняемые территории Республики Коми» / А. И. Таскаев, В. П. Гладков, С. В. Дегтева и др. Сыктывкар, 1996. 36 с.

Стенина А. С. Первые сведения о пресноводной флоре диатомовых водорослей бассейна реки Кары (Полярный Урал) // Споровые растения Крайнего Севера России. Сыктывкар, 1993. С. 12—25. (Тр. Коми науч. центра УрО Российской АН; № 135).

Стенина А. С. Диатомовые водоросли в двух уральских притоках реки Печоры // Сиб. экол. журн. 2004. № 6. С. 849—858.

Стенина А. С. Первые сведения о составе диатомовых водорослей в водотоках бассейна верхней Печоры (Печоро-Илычский заповедник) // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2005. Вып. 14. С. 237—242.

Таусон А. О. Биология карстовых озер Кишертского района Молотовской области и изменение их населения в зависимости от химических факторов среды // Уч. зап. Молотовского гос. ун-та. 1954. Т. VIII. Вып. 4. С. 71—102.

Шабалина Ю. Н. Водоросли семейства *Fragilariaceae* (Kütz.) D. T. в водотоках Ухтинского района (Республика Коми) // Матер. двенадцатой молод. науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 2005. С. 170—172.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике: Учеб. пособие. Л., 1984. 288 с.

Шубина В. Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л., 1986. 158 с.

Экологическая характеристика слабоминерализованных карстовых озер Центральной России (Владимирская область) / Л. Г. Корнева, В. А. Гусаков, Н. Н. Жгарева и др. // Изв. Самар. науч. центра РАН. Самара, 2004. № 3. С. 171—181.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 1: *Naviculaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart, Jena, 1986. Bd 2/1. 876 S.

Potapova M., Charles D. F. Distribution of benthic diatoms in U. S. rivers in relation to conductivity and ionic composition // Fresh. Biol. 2003. Vol. 48. P. 1311—1328.

SUMMARY

In the two rivers and a lake of the Izhma River basin on the Middle Tieman, 206 species of diatoms, including varieties and forms have been identified. The families *Naviculaceae*, *Fragilariaceae*, *Bacillariaceae* and *Cymbellaceae* are the most various. *Meridion circulare*, *Cocconeis placentula*, *Cymbella minuta*, *Navicula radiosa* prevail in the nonplanktonic assemblages. Dominating complexes include common species and diatoms with restricted distribution. The heterogeneity of ecological structure of diatom composition in the studied water bodies is revealed, resulted from differences in mineralization and pH. Dominating of alkaliphilous diatoms and a significant share of halophilous ones show the specific conditions in the water ecosystems of the karst region.

УДК 581.82 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 8

© **А. Е. Васильев, Л. Е. Муравник**

НЕКТАРНИКИ КРЫШКИ В ЗАКРЫТЫХ КУВШИНАХ *NEPENTHES KHASIANA* (*NEPENTHACEAE*) СЕКРЕТИРУЮТ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНУЮ ЖИДКОСТЬ

A. E. VASSILYEV, L. E. MURAVNIK. THE NECTARIES OF THE LID IN CLOSED PITCHERS OF *NEPENTHES KHASIANA* (*NEPENTHACEAE*) SECRETE A DIGESTIVE FLUID

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vassilyev@list.ru
Поступила 02.03.2007

Проведено исследование ультраструктуры клеток нектарников с использованием данных морфометрии. Обнаружено, что в растущих, еще закрытых кувшинах (до начала секреции нектара) секреторные клетки нектарников крышки по качественным и количественным ультраструктурным признакам эндомембранной системы (развитый гранулярный эндоплазматический ретикулум и высоко активный аппарат Гольджи, продуцирующий большое число белковых пузырьков) весьма сходны с клетками пищеварительных железок, на этой стадии секретирующими пищеварительную жидкость. Сделан вывод, что в растущих кувшинах железки крышки выполняют такую же функцию (образование и выделение пищеварительной жидкости в кувшин), как и пищеварительные железки. Кроме секреции гидролаз будущие нектарники крышки секретируют полисахаридную слизь. В раскрытых кувшинах, когда железки выделяют нектар, синтез и секреция гидролитических ферментов прекращаются, однако синтез и секреция полисахаридов слизи продолжаются, но с меньшим темпом.
Ключевые слова: плотоядные растения, *Nepenthes*, нектарники, ультраструктура и функция.

Нектар, выделяемый нектарниками крышки ловчих кувшинов у видов рода *Nepenthes*, служит для привлечения насекомых. Проведенное нами предварительное исследование показало, что полностью сформированные нектарники имеются уже в примордиальных кувшинах. Функция таких нектарников в растущих (закрытых) кувшинах оставалась неясной. Известно (Васильев, 1977), что по своей анатомии нектарники крышки весьма похожи на секретирующие гидролитические ферменты пищеварительной железки и резко отличаются от нектарников перистома кувшинов. Недавнее исследование (Васильев, 2006) показало, что у *N. khasiana* секреторные клетки пищеварительных железок только в растущих кувшинах имеют эндомембранную систему, характерную для активно секретирующих гидролитические ферменты клеток других плотоядных растений. Это дало серьезный аргумент в пользу того, что к стадии роста кувшинов приурочены синтез и секреция пищеварительных ферментов. Ультраструктура секреторных клеток нектарников крышки этого растения изучалась только у закончивших рост кувшинов, в период секреции нектара (Васильев, 1977). Представляло интерес выяснить, не имеют ли нектарни-

ки крышки растущих кувшинов такую же эндомембранную систему, как и клетки пищеварительных железок в это время. Как будет показано ниже, это предположение подтвердилось.

Материалы и методика работы описаны в предыдущей статье (Васильев, 2006). Морфометрическое исследование включало определение площади мембран эндоплазматического ретикулума, числа органелл на срезе секреторной клетки и числа предположительно содержащих гидролитические ферменты белковых пузырьков на 100 мкм^2 цитозоля. Определение проводилось на срезах самых активных (по глазомерной оценке) нектарников.

Результаты и обсуждение

Нектарники крышки по анатомии не отличаются от пищеварительных железок. Они представляют собой находящиеся в углублениях нижней поверхности крышки кувшинов сидячие пельтатные железки диаметром 70—140 мкм. Железки состоят из 1 слоя палисадных секреторных клеток, 2—3 слоев изодиаметрических выполняющих клеток, 1—2 слоев уплощенных барьерных клеток с поясками Каспари на антиклинальных стенках и 1 слоя базальных клеток, находящихся на одном уровне с эпидермальными клетками (см. таблицу-вклейку, *1*). К каждому нектарнику подходит ответвление проводящего пучка, состоящее из 1—3 кольчатых водопроводящих элементов.

Секреторные клетки нектарников крышки растущих кувшинов, как и клетки пищеварительных железок (Васильев, 2006), варьируют по структуре эндомембранной системы. В одних нектарниках эндомембранная система выглядит малоактивной, в других она имеет признаки высокой активности. В клетках активных нектарников эндоплазматический ретикулум сильно развит (см. таблицу). Он представлен на срезах в основном короткими цистернами и редкими агранулярными трубочками. Тельца Гольджи встречаются часто (см. таблицу), они состоят из 6—7 сплошных цистерн. В отличие от нектарников перистома эти органеллы не имеют расширенной и перфорированной окнами периферии. Почти с каждым тельцем Гольджи ассоциирован транс-Гольджи ретикулум и связанные с ним окаймленные пузырьки (см. таблицу-вклейку, *2*). Около немногих срезов телец Гольджи можно видеть более крупные, чем белковые, прозрачные слизевые пузырьки. Редко они встречаются и на удалении от телец Гольджи. Окаймленные и потерявшие окаймление белковые пузырьки многочисленны (см. таблицу; таблицу-вклейку, *3*) и распределены по всей цитоплазме.

Площадь мембран эндоплазматического ретикулума, число органелл на медианном срезе 1 клетки и число пузырьков Гольджи в секреторных клетках нектарников крышки и пищеварительных железок в кувшинах

Тип железок	Площадь мембран ретикулума[2]	Число органелл			Число пузырьков[3]
		лейкопласты	митохондрии	тельца Гольджи	
Нектарники крышки[1]	6.1 ± 0.5 / 5.6 ± 0.3	5.0 ± 0.4 / 4.3 ± 0.4	16.0 ± 1.2 / 18.0 ± 1.1	6.1 ± 0.5 / 1.8 ± 0.7	123.0 ± 11.0 / 1.0 ± 1.0
Пищеварительные железки[1]	7.3 ± 0.7 / 7.2 ± 0.5	3.5 ± 0.3 / 3.5 ± 0.6	26.0 ± 3.8 / 50.4 ± 4.7	7.1 ± 0.6 / 2.9 ± 0.4	115.0 ± 11.0 / 12.0 ± 2.0

Примечание. [1] В числителе — данные для закрытых, в знаменателе — для открытых кувшинов; [2] отношение площади мембран ретикулума (в мкм^2) к объему цитозоля (в мкм^3); [3] число пузырьков на 100 мкм^2 цитозоля.

Таким образом, секреторные клетки активных нектарников в растущих кувшинах по эндомембранной системе похожи на клетки пищеварительных железок этих же кувшинов (Васильев, 2006), а не на нектарники перистома (Васильев, 2007), хотя те и другие нектарники в это время нектар не выделяют. Особенно наглядно сходство с секреторными клетками пищеварительных железок проявляется в количественных признаках эндомембранной системы, и прежде всего, в плотности распределения секреторных пузырьков, осуществляющих внутриклеточный транспорт белков (см. таблицу). Эти данные свидетельствуют о том, что в растущих кувшинах будущие нектарники крышки, как и пищеварительные железки этих же кувшинов, осуществляют синтез и секрецию гидролитических ферментов.

Клеточные оболочки нектарников крышки растущих кувшинов тонкие; в периплазматическом пространстве виден узкий не сплошной слой слизи. В «межклетниках» слизи практически нет или ее очень мало.

В палисадных клетках железок крышки раскрытых кувшинов, когда они переходят к секреции нектара, частота встречаемости телец Гольджи, как и в пищеварительных железках (Васильев, 2006), уменьшается. Но особенно резко сокращается число белковых пузырьков (см. таблицу). На удалении от телец Гольджи они, как правило, не встречаются. Это свидетельствует о том, что в раскрытых кувшинах, подобно пищеварительным железкам, нектарники не выделяют гидролитические ферменты. Этот факт легко объясним: функция нектара привлекать насекомых, а не убивать их.

Слизевые пузырьки в клетках нектарников раскрытых кувшинов попадаются очень редко, хотя в периплазматическом пространстве и межклетниках иногда можно видеть небольшие отложения слизи. У некоторых нектарников слизь выявляется и на поверхности секреторных клеток. Это указывает на то, что в раскрытых кувшинах нектарники продолжают осуществлять синтез и секрецию полисахаридов слизи, которая теперь уже попадает в нектар.

В отличие от клеток пищеварительных железок (Васильев, 2006) в нектарниках крышки раскрытых кувшинов вторичная клеточная оболочка и протуберанцы не образуются. Это можно объяснить тем, что в раскрытых кувшинах основная функция нектарников крышки — секреция нектара, прежде всего мономолекулярный активный транспорт сахаров через плазмалемму (Васильев, 2003), а не функция поглощения продуктов переваривания, выполняемая пищеварительными железками.

Таким образом, в нектарниках крышки, как и в пищеварительных железках, в ходе развития кувшина происходит смена функций. Разница между ними состоит в том, что функция секреции гидролитических ферментов, характерная для обоих типов железок растущих кувшинов, в нектарниках раскрытых кувшинов сменяется функцией секреции сахаров, а в пищеварительных железках — функцией поглощения продуктов переваривания насекомых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 206 с.

Васильев А. Е. Почему выделяется нектар? О механизме нектаровыделения // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 1—8.

Васильев А. Е. Ультраструктура и субклеточные механизмы функционирования пищеварительных железок плотоядного растения *Nepenthes khasiana* (*Nepenthaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 12. С. 1883—1890.

Васильев А. Е. Нектарники перистома в закрытых кувшинах *Nepenthes khasiana* (*Nepenthaceae*) секретируют полисахаридную слизь // Бот. журн. 2007. Т. 91. № 10. С. 000—000.

SUMMARY

The ultrastructural study of lid nectaries including some morphometry was made. It was found that in the growing still closed pitchers (before the onset of nectar secretion), the secretory cells of the lids were very similar to those of the digestive gland cells in the qualitative and quantitative characters of their endomembrane system. These characters were well developed rough endoplasmic reticulum and highly active Golgi apparatus. The secretion of digestive fluid by digestive glands was shown to be confined to these stages of the pitcher development (Vassilyev, 2006). These data indicate that, in the growing pitchers, the glands of the lid fulfill the same function of production and discharge of digestive fluid into the pitcher, as do the digestive glands. In addition to hydrolase secretion, the future nectaries elaborate and discharge polysaccharide mucilage. In the open pitchers when the glands secrete nectar, the synthesis and secretion of hydrolases cease. However, synthesis and secretion of mucilage continues but with lower rate.

УДК 581.9(470.44) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 8

© А. В. Панин, М. А. Березуцкий

АНАЛИЗ ФЛОРЫ ГОРОДА САРАТОВА

A. V. PANIN, M. A. BERESUTSKY. ANALYSIS OF THE FLORA OF SARATOV CITY

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410000 Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: flor1980@mail.ru
Поступила 19.10.2005
Окончательный вариант получен 13.12.2006

Флора г. Саратова и его ближайших окрестностей насчитывает 1017 видов из 492 родов и 108 семейств. В таксономической структуре исследованной флоры по сравнению с флорой Правобережья Саратовской обл., а также в собственно урбанофлоре по сравнению с субурбанофлорой наблюдается смещение показателей в направлении от бореальных флор к аридным. В типологической структуре исследованной флоры по сравнению с региональной повышена роль древесных жизненных форм, однолетних растений и сорных видов. Напротив, понижено участие многолетних трав, криптофитов, лесных, кальцефильно- и галофильно-степных растений. Степные и опушечные виды демонстрируют хорошо адаптационную активность к урбанизированной среде и составляют основу аборигенной фракции флоры на фрагментах естественной растительности в пределах зоны городской застройки. Адвентивная фракция составляет четверть всей флоры (25.37 %) и более разнообразна в видовом отношении на урбанизированной территории, чем на субурбанизированной. Установлено, что во флоре ближайших окрестностей города встречается более половины списочного состава охраняемых сосудистых растений Саратовской обл.

Ключевые слова: урбанофлора, субурбанофлора, г. Саратов, таксономическая структура флоры, типологическая структура флоры, адвентивные виды, охраняемые виды.

Урбанизация, способствуя ускорению прогресса общества, сопровождается и целым рядом негативных последствий, главное из которых — деградация окружающей среды. Для урбанизированных экосистем характерна специфическая экологическая среда. Влияние антропогенного фактора достигает здесь максимального проявления. В урбаноэкосистемах складывается совершенно особый тип круговорота вещества и потоков энергии, не свойственный природным экосистемам. Город — своеобразная экосистема, составляющая единую группу антропогенно трансформированных сообществ (Вахненко, 2000), формирующихся на селитебных, промышленных, транспортных, аграрных и рекреационных территориях. Флорогенез и фитоценогенез в условиях урбанизированной среды являются высоко специфичными (Бурда, 1990, 1994; Ильменских, 1993) и проходят в значительной степени спонтанно, стихийно. Знание основных закономерностей процесса форми-

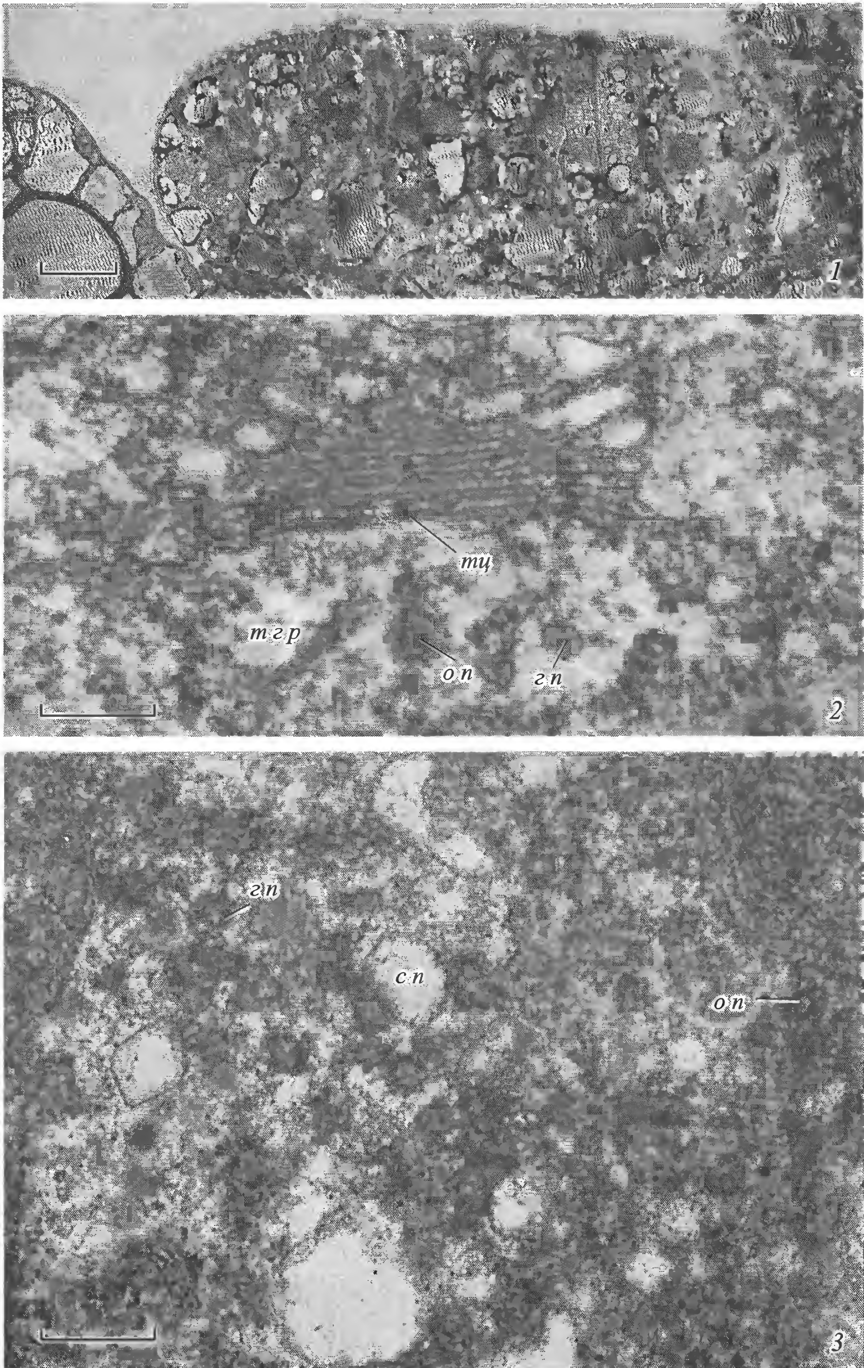


Таблица. Нектарник крышки растущего кувшина *Nepenthes khasiana*.

1 — общий вид железки, *2* — тельце Гольджи, *3* — секреторные пузырьки. *г п* — гладкий пузырек, *о п* — окаймленный пузырек, *с п* — слизевой пузырек, *т г р* — транс-Гольджи ретикулум, *т ц* — транс-цистерна тельца Гольджи. Масштабные линейки, мкм: *а* — 20; *б*, *в* — 0.25.

рования флоры урбанизированных территорий позволит вмешиваться в его ход и управлять им.

Возрастающий интерес к изучению урбанофлор очевиден, о чем свидетельствует большое количество работ по этой проблеме за последние годы. Но работ по флоре городов России все еще немного. В частности, отсутствуют обобщающие работы по флорам городов Нижнего Поволжья.

Материал и методика

Саратов — крупный промышленный город, центр Саратовской обл. Население (по данным на 2002 г.) составляет 871.6 тыс. человек. Город расположен в степной зоне юга Средней России, на правом берегу р. Волги. Он вытянут вдоль р. Волги на протяжении 34 км. Территория г. Саратова мозаична, она характеризуется смешением регулярной и свободной форм застройки, одно- и многоэтажностью.

Климат района исследований континентальный. Среднегодовая температура воздуха +5.9 °С, абсолютный максимум в июле +41 °С, абсолютный минимум в январе –41 °С. Среднегодовое количество осадков около 450 мм в год, максимальное — 625, минимальное — 318. Характерной чертой климата является наличие засух и суховеев (Медведев, Шабаев, 1991). Район исследования относится к степной зоне (Лавренко, 1947) с господствующим черноземным типом почвообразования (Неганов, 1964). Однако в силу многообразия местных физико-географических условий почвенный покров отличается большим разнообразием (Болдырев, 1995). В почвенном покрове доминируют черноземы южные и обыкновенные, сформировавшиеся на щебенчатой основе. Согласно ботанико-географическому районированию (Лавренко, 1947), исследованная территория относится к Среднедонской подпровинции Причерноморской (Понтической) степной провинции. Зональными типами растительности являются богато-разнотравно-ковыльные, разнотравно-ковыльные и типчаково-ковыльные степи (Тарасов, 1977). В окрестностях города преобладает культурный пригородный тип ландшафта: сады, орошаемые дачные участки, фермы, поля. Незначительно представлены естественные степные сообщества (фрагменты, сохранившиеся на неудобьях), гораздо лучше представлены леса, играющие здесь рекреационную и водоохранную роль (Болдырев, 2002).

Изучение флоры проводилось в 1997—2004 гг. маршрутно-экскурсионным методом в сочетании с детальным исследованием стационарных участков. Была изучена собственно урбанофлора на всех основных типах местообитаний г. Саратова, как естественных (фрагменты естественной нарушенной растительности, вошедшие в городскую черту), так и антропогенных. В группе антропогенных биотопов изучались техногенные местообитания (железнодорожные насыпи, автодорожные магистрали, территории промышленных предприятий, карьеры, пруды и т. д.), местообитания селитебной (жилой) зоны, а также искусственные зеленые насаждения (скверы, парки, сады). Кроме того, детально исследовалась субурбанофлора (флора ближайших окрестностей города). Граница между территорией субурбанофлоры и собственно урбанофлоры была проведена по границе непрерывной городской застройки. Граница окрестностей города была принята в соответствии с работой «Флора окрестностей Саратова» (Иванова и др., 1976—1984).

Был просмотрен гербарный материал (примерно 3000 листов) в Гербариях Саратовского государственного университета (SARAT), Ботанического сада Саратовского государственного университета, Педагогического института Саратовско-

го государственного университета (SARP), Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Всероссийского НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова РАСХН (WIR).

Результаты и обсуждение

Проведенные исследования показали, что флора г. Саратова и его окрестностей характеризуется высоким уровнем видового разнообразия.[1] На урбанизированных и субурбанизированных территориях в целом отмечено 1017 видов сосудистых растений, относящихся к 492 родам и 108 семействам. Полученные результаты свидетельствуют о явлении урбанистической концентрации видов, которая отмечается и в других городах Восточной Европы (Антипина, 2002, и др.).

Это явление, вероятно, объясняется несколькими причинами. Во-первых, преобладанием процесса иммиграции адвентивных видов растений над процессом исчезновения аборигенных видов. Во-вторых, повышенная флористическая плотность определяется большим экотопическим разнообразием исследованной территории, которое отчасти является следствием естественных физико-географических особенностей окрестностей г. Саратова, а отчасти — следствием разнообразной антропогенной деятельности, которая во многих случаях способствует сохранению редких видов растений (Еленевский и др., 1996). Наконец, флористическое богатство в урбанизированной среде является выражением экотонного эффекта, который отмечается как на границах городов и их окрестностей (Ильминских, 1989, 1993; Ильминских, Шмидт, 1994), так и в зонах контакта естественных и антропогенных экотопов внутри города (Антипина, 2002).

Видовое богатство исследованной территории значительно выше, чем в сравнимых по населению и площади городах зоны широколиственных лесов и таежной зоны — 914 видов для г. Казани (Ilminskich, 1987) и 744 вида для г. Петрозаводска (Антипина, 2002) соответственно. Однако оно несколько ниже, чем в г. Воронеже, расположенном в лесостепной зоне: 1246 видов (Григорьевская, 2000). Последний факт, очевидно, объясняется общим повышением флористического разнообразия в экотонно расположенной лесостепной зоне, а также увеличением флористического богатства в Восточной Европе при перемещении с востока на запад.

Сравнительный анализ общих флористических показателей субурбанизированной и урбанизированной территорий г. Саратова свидетельствует, что большее флористическое разнообразие наблюдается на субурбанизированной территории — 961 вид, и несколько меньшее — на урбанизированной — 782 вида (табл. 1), что объясняется лучшей сохранностью на первом выделе природных биотопов и экотонным эффектом. Из 748 аборигенных видов субурбанофлоры в собственно урбанофлоре встречается 522 вида, или 69.78 %. На участках естественной растительности, вошедших в зону городской застройки и представляющих собой фрагменты в той или иной степени нарушенных, преимущественно степных биотопов, отмечен 371 нативный вид субурбанофлоры, что составляет половину ее состава (49.59 %). Это подчеркивает важную роль фрагментов естественной растительности, сохраняющихся на территории города. Несомненно, что естественные местообитания в городе, 20, 50 и 100 лет назад были существенно больше по площади, чем сейчас. Заселение антропогенных местообитаний аборигенными видами шло преимущественно за счет миграции их с естественных местообитаний. Миграция

[1] Конспект флоры города существует в электронном виде.

ТАБЛИЦА 1

Общие количественные характеристики флоры исследованной территории

Число таксонов	Правобережье Саратовской обл.	Субурбанизированная и урбанизированная территории в целом	Субурбанизированная территория	Урбанизированная территория	Антропогенные местообитания урбанизированной территории	Естественные местообитания урбанизированной территории
Видов	1267	1017	961	782	713	454
Родов	560	492	461	428	413	255
Семейств	110	108	102	92	89	61

осуществлялась как за счет собственных биологических ресурсов видов, так и с помощью человека (завоз почвы и грунтов из окрестностей города и т. д.).

Количество родов и семейств сосудистых растений в субурбанофлоре также несколько выше (461 и 102), чем в собственно урбанофлоре (428 и 92). Соотношение отделов и классов сосудистых растений показывает (табл. 2), что на урбанизированных территориях значительно хуже, чем на субурбанизированных, представлены высшие споровые растения, особенно папоротники. Из последних на территории города отмечен лишь однолетний водный папоротник *Salvinia natans*, широко расселившийся по территории Саратовской обл. за последние 100 лет. Напротив, виды отдела *Pinophyta* лучше представлены на урбанизированных территориях. Однако это преобладание определяется большим видовым разнообразием культивируемых видов голосеменных на территории самого города. Кроме того, следует отметить интересный факт приуроченности видов отдела *Equisetophyta* именно к антропогенным, а не естественным местообитаниям территории собственно города. Обращает на себя внимание факт практически равного процентного соотношения видов *Magnoliophyta* в городе (99.10 %), его окрестностях (98.44) и во флоре всего Правобережья Саратовской обл. (98.04 %). Вероятно, данный факт говорит о наибольшей толерантности этого наиболее эволюционно продвинутого и адаптированного отдела высших растений к урбанизированной среде. Другая ситуация наблюдается в отношении классов *Magnoliophyta*. Роль однодольных в городе и его окрестностях снижена по сравнению с флорой всего Правобережья Саратовской обл. (17.10 и 21.54 % соответственно). Это совпадает с данными по другим городам Восточной Европы. Однако при сравнении соотношения классов покрытосе-

ТАБЛИЦА 2

Соотношение таксонов высшего ранга во флоре исследованной территории, %

Таксон	Правобережье Саратовской обл.	Субурбанизированная и урбанизированная территории в целом	Субурбанизированная территория	Урбанизированная территория	Антропогенные местообитания урбанизированной территории	Естественные местообитания урбанизированной территории
Equisetophyta	0.55	0.49	0.52	0.25	0.29	0.00
Pteridophyta	1.18	0.88	0.73	0.12	0.14	0.00
Pinophyta	0.23	0.39	0.31	0.51	0.42	0.44
Magnoliophyta:	98.04	98.24	98.44	99.10	99.15	99.56
Magnoliopsida	76.50	81.14	80.44	82.21	82.75	84.81
Liliopsida	21.54	17.10	18.00	16.89	16.40	14.75

ТАБЛИЦА 3

Распределение видов исследованной территории по ведущим семействам, %

Семейство	Правобережье Саратовской обл.	Субурбанизированная и урбанизированная территории в целом	Субурбанизированная территория	Урбанизированная территория	Антропогенные местообитания урбанизированной территории	Естественные местообитания урбанизированной территории
Asteraceae	13.85	16.51	16.85	16.37	16.55	17.62
Poaceae	8.85	8.94	9.36	9.59	9.81	9.47
Fabaceae	6.24	6.98	7.07	7.41	7.29	8.37
Brassicaceae	5.80	5.21	5.30	6.26	6.59	5.50
Rosaceae	3.91	5.21	5.09	5.88	5.61	5.72
Lamiaceae	4.13	4.32	4.26	4.22	3.92	4.84
Apiaceae	3.70	3.73	3.85	3.57	3.08	2.42
Caryophyllaceae	4.71	3.93	4.05	3.57	2.80	4.63
Scrophulariaceae	3.19	3.53	3.53	3.57	3.36	4.63
Chenopodiaceae	3.12	3.44	3.64	2.81	2.66	3.74
Boraginaceae	2.61	2.45	2.60	2.94	2.80	3.08
Ranunculaceae	2.46	2.26	2.28	2.17	2.10	2.86
Polygonaceae	2.10	1.96	2.08	2.17	2.38	2.64
Cyperaceae	4.13	2.06	2.18	1.40	1.26	1.54

менных в субурбанофлоре и урбанофлоре заметного снижения роли *Liliopsida* нами не отмечено (18.00 и 16.79 % соответственно).

Переходя к анализу списка ведущих семейств *Magnoliophyta* исследованной территории (табл. 3), можно отметить, что во флоре г. Саратова и его ближайших окрестностей по сравнению с фоновыми показателями снижена доля видов преимущественно гигрофильного сем. *Cyperaceae* (2.06 и 4.13 % соответственно). Особенно заметно это снижение наблюдается в собственно урбанофлоре (1.40 %), на антропогенных местообитаниях (1.26 %). Из других семейств более низкими показателями, чем во флоре Правобережья Саратовской обл., в городе и его окрестностях представлено сем. *Caryophyllaceae* (4.71 и 3.73 % соответственно). Еще большее снижение наблюдается на антропогенных местообитаниях (2.80 %). Вероятно, это связано с олиготрофным характером значительной части видов данного семейства, для которых эвтрофицированные субстраты урбанизированной территории являются относительно неблагоприятными из-за конкуренции с эвтрофными видами.

Во флоре исследованной территории по сравнению с флорой Правобережья Саратовской обл. заметно повышена доля видов сем. *Asteraceae*, которые обладают высокой экологической пластичностью и большим адаптационным потенциалом. Наблюдается также заметное повышение в изученной флоре доли сем. *Rosaceae*. Это объясняется дичанием культурных видов данного семейства из насаждений. На антропогенных местообитаниях города по сравнению с его окрестностями повышено процентное содержание видов термофильных и аридных семейств *Fabaceae*, *Boraginaceae*, *Polygonaceae* и таксонов, характерных для территорий с экстремальными условиями обитания, — *Poaceae* и *Brassicaceae*. Однако возрастание видового богатства злаков в данном случае является не столь значительным, как в городах лесной зоны (Ильминских, 1993).

Индекс *Asteraceae*/*Cyperaceae* для флоры Правобережья Саратовской обл. составляет 3.35, для изученной флоры в целом — 8.00, для субурбанизированной территории — 8.00, для урбанизированной территории — 11.63, для антропогенных

ТАБЛИЦА 4

Крупнейшие роды флоры исследованной территории (число видов)

Род	Правобережье Саратовской обл.	Субурбанизированная и урбанизированная территории в целом	Субурбанизированная территория	Урбанизированная территория	Антропогенные местообитания урбанизированной территории	Естественные местообитания урбанизированной территории
Astragalus	21	19	19	11	9	10
Artemisia	19	14	14	12	12	8
Carex	39	13	13	7	5	5
Veronica	15	13	13	10	9	10
Allium	15	12	12	9	4	5
Centaurea	18	11	11	8	7	6
Potentilla	18	11	11	9	7	8
Gallium	14	11	11	5	5	4
Silene	15	9	9	6	3	6
Atriplex	12	9	9	8	7	6
Chenopodium	11	9	9	6	5	3

местообитаний урбанизированной территории — 13.11, для фрагментов естественной растительности урбанизированной территории — 11.42.

Анализ родовых комплексов флоры субурбанизированной и урбанизированной территорий г. Саратова показывает (табл. 4), что из 3 крупнейших по числу видов родов Правобережья Саратовской обл. в городе и его окрестностях резко снижена доля рода *Carex* (39, 13 и 7 соответственно). В первую очередь, это касается собственно урбанофлоры. Виды рода *Artemisia*, напротив, хорошо представлены как в субурбанофлоре (14), так и в урбанофлоре (12). В роде *Astragalus* особенно показательным является равномерное количественное распределение видов по выделам собственно урбанофлоры, но следует отметить, что видовой состав этого рода на них существенно различается. Таким образом, из 3 крупнейших родов наиболее адаптированным к урбанизированной среде оказывается *Artemisia*, характерный для аридных территорий, а наименее — род *Carex*, в целом характерный для бореальных флор. Наблюдается снижение присутствия на территории собственно города видов рода *Galium*, *Silene*, *Chenopodium*, а на антропогенных биотопах города — также видов рода *Allium*. Относительно хорошая толерантность к урбанизированной среде наблюдается у родов *Atriplex*, *Veronica*, *Potentilla*.

Подводя итог анализу таксономической структуры флоры в целом, можно констатировать, что на исследованной территории по сравнению с Правобережьем Саратовской обл. (Еленевский и др., 2000), а также на урбанизированной территории по сравнению с субурбанизированной лучше представлены таксоны, характерные для аридных территорий и территорий с экстремальными условиями обитания. И, напротив, хуже — для территорий с холодным и влажным климатом. Все это позволяет сделать вывод о том, что процессы урбанизации в степной зоне ведут к некоторому сдвигу в таксономической структуре флоры в направлении от бореальных флор к аридным. Полученные данные совпадают с данными по другим городам Восточной Европы (Бурда, 1991; Ильминских, 1993, и др.).

Анализ спектра жизненных форм (исходя из общего габитуса и длительности жизненного цикла) флоры исследованной территории показывает относительную стабильность соотношения биоморф в субурбанофлоре, урбанофлоре и флоре города и его окрестностей в целом (табл. 5). В первую очередь, это объясняется тем, что общее соотношение биоморф во флоре детерминируется макроклиматически-

ТАБЛИЦА 5

Распределение видов флоры исследованной территории по жизненным формам, %

Жизненная форма	Правобережье Саратовской обл.	Субурбанизированная и урбанизированная территории в целом	Субурбанизированная территория	Урбанизированная территория	Антропогенные местообитания урбанизированной территории	Естественные местообитания урбанизированной территории
Деревья	2.32	4.63	4.17	5.50	5.89	4.63
Кустарники и древесные лианы	3.62	4.53	4.57	5.37	5.62	5.70
Полукустарники	3.26	0.88	0.98	1.40	0.85	1.10
Полукустарнички	3.26	1.37	1.45	1.02	0.70	0.89
Многолетние травы	64.11	57.03	58.59	52.18	49.78	58.37
Двулетние травы	5.83	6.39	6.24	6.91	7.43	6.16
Однолетние травы	20.84	24.77	24.00	27.62	29.73	23.12

ми показателями и является неизменным на очень больших территориях (флористические области, зоны растительности и т. д.). Тем не менее сравнение исследованной флоры с флорой Правобережья Саратовской обл. в целом позволяет выявить некоторые отличия. В частности, в исследованной флоре заметно повышена роль древесных жизненных форм — деревьев и кустарников — и однолетних растений. Напротив, понижена роль многолетних трав и полукустарников. Эти тенденции особенно четко проявляются на антропогенных биотопах города. Повышение роли деревьев и кустарников связано как с хорошей адаптационной активностью аборигенных древесных видов к антропогенным местообитаниям (Березуцкий, 1999), так и с дичанием древесных интродуцентов из культурных насаждений. Изменение соотношения однолетних и многолетних видов объясняется тем, что условия на местообитаниях в городе и его окрестностях характеризуются высокой динамичностью и более благоприятны для произрастания видов с коротким жизненным циклом по сравнению с многолетними растениями. Снижение процентного содержания полукустарничков можно связать с их повышенной механической уязвимостью и общей жизненной стратегией значительной части видов с данной жизненной формой (патиенты).

Распределение видов по жизненным формам по системе К. Раункиера (табл. 6) позволяет добавить к вышесказанному, что среди многих травянистых видов более низкую адаптационную активность к урбанизированной среде показывают криптофиты. Это, вероятно, объясняется тем, что для урбанизированных и субурбанизированных территорий очень характерны процессы уплотнения почвы, которые сказываются именно на криптофитах, так как их почки возобновления, как правило, находятся в почве и оказываются более чувствительными к уплотнению последней, чем у гемикриптофитов. В целом описанные тенденции являются типичными для урбанофлор Восточной Европы (Бурда, 1991; Ильминских, 1993; Ишбирдина, Ишбирдин, 1993, и др.).

Сравнение эколого-фитоценотических спектров изученных выделов (табл. 7) показывает повсеместное доминирование сорных видов, роль которых особенно сильно возрастает на антропогенных местообитаниях (47.96 %). Хорошую толерантность показывают степные виды, что подтверждает определяющую роль зонального типа растительности при флорогенезе в урбанизированной среде исследованной территории. Особенно высокую долю степные виды занимают на фрагментах естественной растительности в пределах городской застройки (26.44 %).

ТАБЛИЦА 6

Распределение видов флоры исследованной территории по жизненным формам в соответствии с системой К. Раункиера, %

Жизненная форма	Правобережье Саратовской обл.	Субурбанизированная и урбанизированная территории в целом	Субурбанизированная территория	Урбанизированная территория	Антропогенные местообитания урбанизированной территории	Естественные местообитания урбанизированной территории
Фанерофиты	5.95	9.84	9.36	11.50	11.92	9.91
Хамефиты	3.62	1.96	2.08	1.53	1.12	2.64
Гемикриптофиты	46.63	45.92	46.51	44.64	43.05	50.90
Криптофиты	23.06	17.50	18.00	14.70	14.16	13.43
Терофиты	20.74	24.78	24.05	27.63	29.75	23.12

На наш взгляд, сохранение в пределах городской застройки даже небольших фрагментов степной растительности является важным условием, направляющим генезис флоры на урбанизированных территориях в рамки естественных зональных показателей. Группа опушечных видов также представлена на фрагментах естественной растительности города лучше (16.07 %), чем в его окрестностях (12.60 %) и в Правобережье Саратовской обл. в целом (14.94 %). Возможно, что опушечные виды, произрастающие в естественных экотонах — опушках, обладают большим запасом экологической толерантности, который позволяет легче приспосабливаться к антропогенным местообитаниям.

Пониженную адаптационную активность к урбанизированной среде и особенно к антропогенным местообитаниям демонстрируют лесные, кальцефильно- и галофильно-степные виды. Уменьшение процентного содержания лесных видов хорошо вписывается в общую картину снижения доли видов этой группы в городах Восточной Европы, включая зону широколиственных лесов (Ильминских, 1993; Sudnik-Wojcikowska, 1987). В г. Саратове лесные виды представлены малочисленными популяциями, в первую очередь в старых парках и зонах водостоков, на теневой стороне домов. Уменьшение роли кальцефильно- и галофильно-степных ви-

ТАБЛИЦА 7

Распределение видов флоры исследованной территории по эколого-фитоценотическим группам, %

Эколого-фитоценотическая группа	Правобережье Саратовской обл.	Субурбанизированная и урбанизированная территории в целом	Субурбанизированная территория	Урбанизированная территория	Антропогенные местообитания урбанизированной территории	Естественные местообитания урбанизированной территории
Лесные	11.89	9.93	10.40	6.65	6.31	10.36
Луговые	10.80	4.12	4.40	3.45	3.64	4.40
Опушечные	14.94	11.95	12.60	12.53	11.36	16.07
Степные	15.08	16.80	17.68	16.63	14.73	26.44
Песчано-степные	5.15	2.85	3.05	2.55	2.52	1.10
Кальцефильно-степные	4.50	3.34	3.45	2.68	0.98	4.64
Галофильно-степные	4.93	3.24	3.45	1.91	1.97	0.22
Прибрежно-водные	12.04	10.02	10.61	8.33	8.85	7.04
Водные	3.26	1.67	1.76	1.54	1.68	0.00
Сорные	17.41	36.08	32.60	43.73	47.96	29.73

дов, возможно связано со слабой представленностью на территории собственно города соответствующих субстратов.

На исследованной территории помимо 759 аборигенных видов обнаружено 258 адвентивных видов (что составляет 25.37 % от суммарного флористического списка), относящихся к 201 роду и 60 семействам. Спектр десяти ведущих семейств адвентивной фракции коренным образом отличается от спектра флоры в целом. В адвентивной фракции лучше представлены сем. *Rosaceae* (5.42 %) и характерные для более южных и аридных территорий семейства *Brassicaceae* (8.52 %), *Boraginaceae* (2.72), *Amaranthaceae* (2.72) и *Solanaceae* (4.26 %). Напротив, в адвентивной фракции заметно снижается доля семейств *Caryophyllaceae* и *Fabaceae*.

В биоморфологическом спектре тоже наблюдаются существенные отличия. В отличие от урбанофлоры и субурбанофлоры в целом в их адвентивных фракциях абсолютно преобладают однолетние травянистые растения (51.93 %), т. е. адвентивная фракция носит терофитный характер. Роль многолетников и двулетников заметно снижена. Доля деревьев и кустарников по сравнению с урбанофлорой и субурбанофлорой в целом повышена.

На территории города и его ближайших окрестностей было выявлено 74 аборигенных вида (67.27 %) растений, занесенных в «Красную книгу Саратовской области» (1996), в том числе 9 видов растений, занесенных в «Красную книгу Российской Федерации» (1988). Кроме того, на территории г. Саратова встречается ряд видов-интродуцентов, которые также были включены в первое издание «Красной книги Саратовской области» (1996). Данные по ним мы не приводим, так как считаем необоснованным и нецелесообразным включение растений-интродуцентов в Красные книги какого-либо уровня. Бóльшая часть охраняемых растений является эвантропофобами, т. е. вовсе не встречаются на антропогенных местообитаниях города. Лишь небольшая часть охраняемых видов растений встречена нами на вторичных (антропогенных) местообитаниях. Все эти виды следует отнести к гемиантропофобам, так как их популяции незначительны по площади, и, как правило, сокращающие численность. Характерно, что значительная часть местообитаний охраняемых видов на антропогенных местообитаниях города приурочена к техногенным участкам. Так, на железнодорожных насыпях и полосах отчуждения нами обнаружены популяции *Glycyrrhiza glabra*, *Hordeum bogdanii*, *Dodartia orientalis*, *Adonis wolgensis*, *Viola ambigua*. В карьерах произрастают *Jurinea polyclonos*, *Hesperis pycnotricha*, *Cephalaria uralensis*; на насыпях трамвайных путей — *Adonis wolgensis*, *Fritillaria ruthenica*. Два охраняемых вида — *Paeonia tenuifolia* и *Polemonium coeruleum* — обнаружены в качестве одичавших только на антропогенных местообитаниях города и не встречаются в его окрестностях.

Выводы

1. Флора г. Саратова и его ближайших окрестностей характеризуется высоким уровнем таксономического разнообразия (1017 видов, 492 рода и 108 семейств). Флористическое богатство исследованной территории значительно выше, чем в сравнимых по населению и площади городах таежной зоны и зоны широколиственных лесов Европейской России. Субурбанофлора содержит значительно большее количество видов, родов и семейств, чем собственно урбанофлора.

2. В таксономической структуре исследованной флоры по сравнению с региональной, а также в собственно урбанофлоре по сравнению с субурбанофлорой наблюдается смещение показателей в направлении к аридным флорам.

3. В типологической структуре флоры по сравнению с региональной повышена роль древесных жизненных форм, однолетних растений и сорных видов. Напротив, понижено участие многолетних трав, криптофитов, лесных, кальцефильно- и галофильно-степных растений. Степные и опушечные виды демонстрируют хорошую адаптационную активность к урбанизированной среде и составляют основу аборигенной фракции флоры на фрагментах естественной растительности в пределах зоны городской застройки.

4. Адвентивная фракция составляет четверть всей флоры (25.37 %) и более разнообразна в видовом отношении на урбанизированной территории, чем на субурбанизированной. Процесс обогащения флоры адвентивными видами ведет к аридизации и терофитизации флоры.

5. На исследованной территории обнаружено 67.27 % аборигенных видов сосудистых растений, занесенных в «Красную книгу Саратовской области».[2] Бóльшая часть из них является эвантропофобами. Охраняемые виды, обнаруженные на антропогенных местообитаниях города, относятся к гемиантропофобам, значительная часть их приурочена к техногенным биотопам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипина Г. С. Урбанофлора Карелии. Петрозаводск, 2002. 200 с.

Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 8—19.

Болдырев В. А. Лесные почвы и растительность южной части Приволжской возвышенности: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1995. 34 с.

Болдырев В. А. Леса // Энциклопедия Саратовского края (в очерках, фактах, событиях, лицах). Саратов, 2002. С. 147—149.

Бурда Р. И. Урбанофлоры индустриальных центров на юго-востоке Украины // Промышленная ботаника: Состояние и перспективы развития: Тез. докл. Киев, 1990. С. 57—58.

Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры. Киев, 1991. 168 с.

Бурда Р. И. Опыт изучения флор-изолятов при сравнении антропогенно трансформированных региональных флор // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. Матер. совещ. СПб., 1994. С. 252—261.

Вахненко Д. В. Антропогенная трансформация Ростовской городской агломерации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону, 2000. 20 с.

Григорьевская А. Я. Флора города Воронежа. Воронеж, 2000. 200 с.

Еленевский А. Г., Мичурин В. Г., Решетникова Т. Б. и др. Новые и редкие растения Саратовской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С. 64—68.

Еленевский А. Г., Радыгина В. И., Буланый Ю. И. Растения Саратовского Правобережья (конспект флоры). Саратов, 2000. 102 с.

Иванова Р. Д., Колоскова И. Г., Рябова Т. П. и др. Флора окрестностей Саратова // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов, 1976. Вып. 2. С. 60—90; 1983. Вып. 3. С. 48—62; 1984. Вып. 4. С. 29—49.

Ильминских Н. Г. Экологические и флористические градиенты в урбанизированной среде // Проблемы изучения синантропной флоры СССР. Матер. совещ. М., 1989. С. 3—5.

Ильминских Н. Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 36 с.

Ильминских Н. Г., Шмидт В. М. Специфика городской флоры и ее место в системе других флор // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Матер. совещ. СПб., 1994. С. 261—269.

Ишбирдина Л. М., Ишбирдин А. Р. Динамика флоры города Уфы за последние 69—80 лет // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 1—10.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 880 с.

Красная книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Животные / Ред. В. С. Белов. Саратов, 1996. 264 с.

Лавренко Е. М. Об изучении эдификаторов растительного покрова // Советская ботаника. 1947. Т. 15. № 1. С. 1—16.

Медведев С. Н., Шабаев К. В. Справочник по климату. М., 1991. 290 с.

---

[2] По недоразумению, в «Красную книгу Саратовской области» были включены и интродуценты. Если убрать из данного абзаца слово «аборигенных», то цифра 67.27 % не будет правильной.

Неганов А. Ф. Почвенные районы Саратовской области. Саратов, 1964. 19 с.
Тарасов А. О. Основные географические закономерности растительного покрова Саратовской области. Саратов, 1977. 21 с.
Ilminskich N. Die Analise der Flora der Stadt Kszan. 1 // Wiss. M. Luther Univ. Halle—Wittenberg. 1987. Bd 36. Hf. 3. S. 39—47.
Sudnik-Wojcikowska B. Dynamik der Warschauer Flora in der letzten 150 Jahren // Gleditschia. 1987. Bd 15. Hf. 1. S. 7—23.

SUMMARY

The flora of Saratov, a large industrial city in the steppe area of Russia, and its nearest environs numbers 1017 species. 492 genera and 108 families. The taxonomic structure of the studied flora as compared to the regional one, and also of the urban flora itself as compared to the suburban flora, demonstrates the displacement of indexed from boreal to arid floras. Floristic richness of the studied area is considerably higher, than that of the comparable cities in the zones of taiga and broad-leaved forests of the European Russia. The studied flora contains more arboreous, annual and weed species, than the regional one. Steppe species show a good adaptation activity to the urban environment and make basis of the aboriginal part of the flora in fragments of natural vegetation within the city. The urban and suburban flora contains 67.27 % of the vascular plant specied included the Red Book of the Saratov Region.

УДК 582.573.21 : 581.95(292.485) + (477) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 8

© В. И. Мельник,[1] С. Я. Диденко,[1] А. В. Спрягайло[2]

GALANTHUS PLICATUS (*AMARYLLIDACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ РАВНИННОЙ ЧАСТИ УКРАИНЫ

V. I. MELNIK, S. Ya. DIDENKO, A. V. SPRYAGAIJLO.
GALANTHUS PLICATUS (*AMARYLLIDACEAE*), A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE PLAIN PART OF UKRAINE

[1] Национальный ботанический сад им. Н. Н. Гришко НАН Украины
01014 Киев, ул. Тимирязевская, 1
Тел. (044) 285-04-80, факс (044) 285-26-49
E-mail: melnik@botanical-garden.kiev.ua
[2] Черкасский национальный университет им. Богдана Хмельницкого
18000 Черкассы, бульв. Шевченко, 81
Тел. (0472) 37-15-51
E-mail: sanyoksan@bk.ru
Поступила 10.11.2005
Окончательный вариант получен 06.02.2007

Дана хорологическая характеристика *Galanthus plicatus*. Впервые выявлена авторами и описана популяция *G. plicatus* в Приднепровье (Черкасская обл.). Прежде в Украине вид был известен только в Крыму. Показаны негативные последствия антропогенного влияния на состояние популяций вида. Предложены рекомендации по улучшению охраны *G. plicatus*.
Ключевые слова: *Galanthus plicatus*, ареал, популяция, новое местонахождение, Украина.

Начиная с обработки рода *Galanthus* L. во «Флоре СССР» (Лозина-Лозинская, 1935), *Galanthus plicatus* Bieb. традиционно рассматривался как эндемик флоры Крыма. З. Т. Артюшенко (1970) впервые обратила внимание на гербарные образцы и литературные данные о произрастании этого вида в Румынии и Молдавии. Позже он был включен в последний список эндемиков флоры Крыма, составленный А. В. Еной (1999). Однако позднее Ена (2003), критически пересмотрев результаты предыдущих исследований эндемизма крымской флоры, исключил этот вид

из числа эндемиков полуострова. Основанием для этого послужили литературные данные о распространении *G. plicatus* на Кавказе, северо-западе Закавказья (Зернов, 2000), севере Российского Причерноморья (Зернов, 2002), в Румынии (Zahariadi, 1966), Молдавии (Николаев, 1982; Шеляг-Сосонко и др., 1997) и Турции (Davis, 1999).

Во время экспедиционных исследований в 2005 г. нами было выявлено новое местонахождение *G. plicatus* в урочище «Холодный Яр» в Чигиринском р-не Черкасской обл. Выявление нового местонахождения *G. plicatus*, удаленного на сотни километров от ранее известных, качественно изменяет наши представления об ареале вида.

G. plicatus — причерноморский вид с дизъюнктивным ареалом (рис. 1). Основной ареал вида расположен в горах Крыма, преимущественно на южном берегу. Северная граница его сплошного распространения на полуострове пролегает через мыс Балаклава, с. Гончарное, перевалы Голубинка—Передовое, Красноселка—Головановка, с. Русское, г. Старый Крым, Карадаг. Вне пределов сплошного распространения в горах Крыма встречаются отдельные островные локалитеты *G. plicatus* (Диденко, 1999). В 350—500 км к северо-западу от Крымских гор зафиксировано по одному местонахождению *G. plicatus* в Молдавии (Тигечская лесная дача Яргаринского лесхоза) и Румынии (в окрестностях Бабадаг в уезде Тулча) (Добруджа) (Zahariadi, 1966; Николаева, 1982). К северо-востоку от Крымских гор зафиксированы отдельные локалитеты *G. plicatus* в Северо-Западном Закавказье — гора Глебовка в Новороссийском р-не (Зернов, 2000); на севере Российского Причерноморья (Зернов, 2002). A. Davis (1999) приводит местонахождения *G. plicatus* для северной Турции, расположенные на южном берегу Черного моря, напротив Крымского п-ова. Выявленное в «Холодном Яру» местонахождение *G. plicatus* удалено от основной части ареала вида в Крымских горах на 500 км (рис. 1).

Урочище «Холодный Яр», к которому приурочено новое местонахождение *G. plicatus*, представляет собой крупный массив водораздельных лесов Приднепровской возвышенности, расположенных между селами Мельники Чигиринского р-на и Грушивка Каменского р-на Черкасской обл. Его площадь 7000 га. Оно приурочено к наиболее возвышенным, сильно расчлененным балкам участкам рельефа. Абсолютные высоты местности 160—220 м. Микроклимат «Холодного Яра»

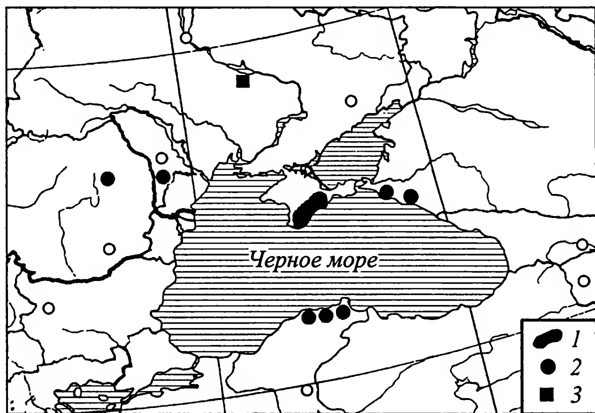


Рис. 1. Ареал *Galanthus plicatus*.

1 — фрагмент сплошного распространения, *2* — отдельные местонахождения, *3* — выявленное авторами местонахождение.

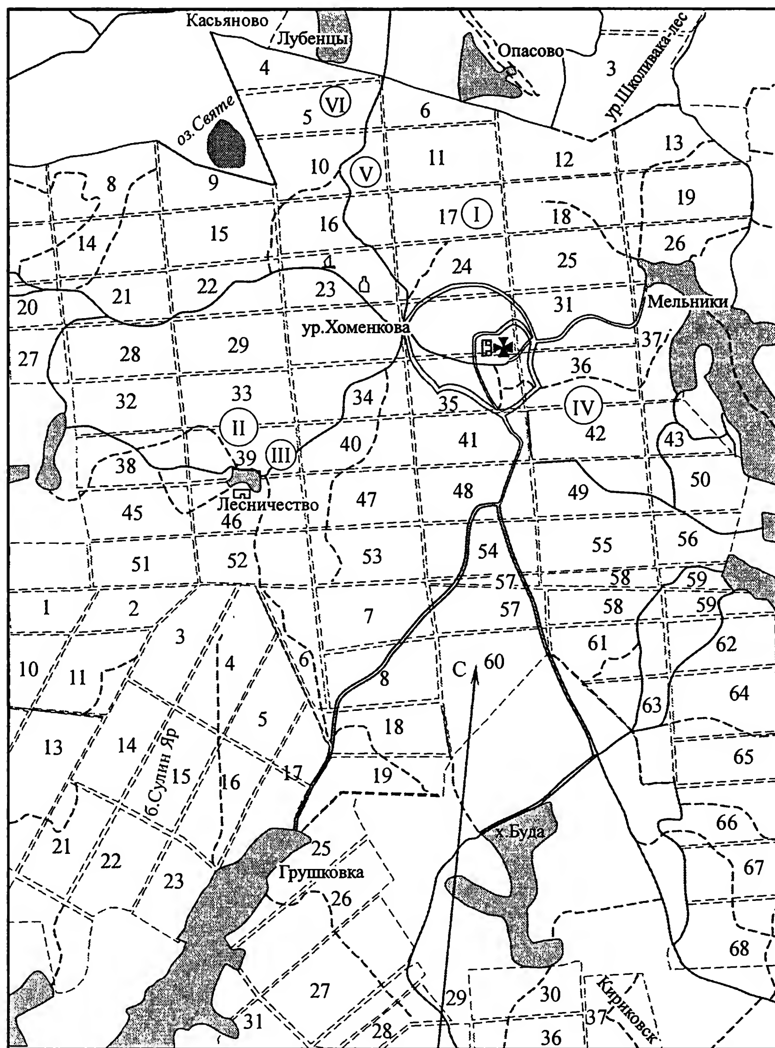


Рис. 2. Картосхема урочища «Холодный Яр».
I—VI — местопроизрастания *Galanthus plicatus*.

более влажный и прохладный по сравнению с прилежащими территориями Приднепровской возвышенности.

Растительность «Холодного Яра» представлена коренными широколиственными лесами (40), их производными (35) и лесными культурами сосны и дуба (25 %). Эдификаторами лесных сообществ «Холодного Яра» выступают *Quercus robur* L., *Carpinus betulus* L., *Fraxinus excelsior* L. (Шеляг-Сосонко, Курсон, 1979).

Выявленная нами в «Холодном Яру» популяция *G. plicatus* состоит из 6 изолированных участков (рис. 2). Приводим их описание.

I участок — заказник «Белоснежный» (17-й квадрат Креселецкого лесничества). *G. plicatus* занимает площадь 6 км^2. Растет в молодом дубово-грабовом лесу с участием *Acer platanoides* L. и *Fraxinus excelsior*. Средний возраст деревьев 30 лет. Подлесок отсутствует. Проективное покрытие травяного покрова ранневесенней синузии 80 %. В ранневесеннем аспекте доминирует *G. plicatus* (50 %).

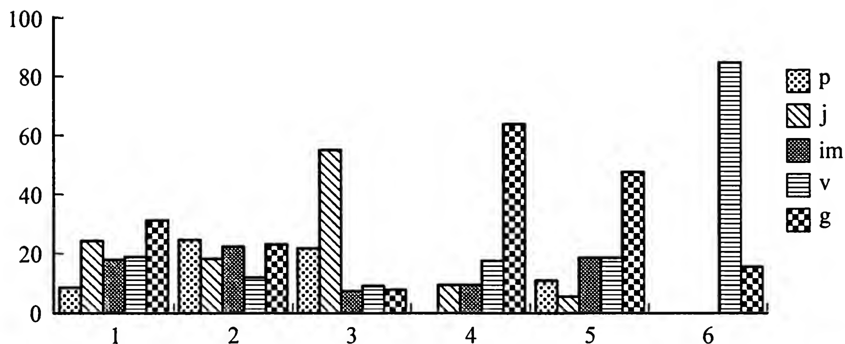


Рис. 3. Спектры онтогенетических состояний *Galanthus plicatus* в популяции урочища «Холодный Яр». По оси абсцисс — участки (1—6), по оси ординат — доля особей (%). p, j, m, v, g — онтогенетические состояния.

Асектатором выступает *Allium ursinum* L. (20 %). Здесь также произрастают *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. fil., *Scilla sibirica* Haw., *S. bifolia* L., *Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Koerte, *C. bulbosa* (L.) DC., *C. marshalliana* Pers., *Anemonoides ranunculoides* (L.) Holub, *Ficaria verna* Huds. Плотность популяции *G. plicatus* высокая — 173 особей/м^2. Популяция полночленная, бимодальная, с двумя максимумами в ювенильной и генеративной стадиях (рис. 3). Наличие большого количества ювенильных особей объясняется значительным запасом семян в почве и благоприятными условиями для его прорастания. Наряду с семенным размножением растения формируют большие клоны. В среднем на 1 м^2 насчитывается 9 клонов. В клонах от 9 до 73 особей/м^2 в имматурном, виргинильном и генеративном состояниях.

II участок — местопроизрастание в окрестностях с. Жаботин (33-й, 39-й квадраты Креселецкого лесничества). *G. plicatus* занимает площадь 10 км^2. Растет в старом дубово-грабово-ясеневом лесу, с участием *Acer platanoides*, *Tilia cordata* Mill. Подрост из *Carpinus betulus* L., *Acer platanoides*. Возраст деревьев до 70 лет. Проективное покрытие травяного яруса в ранневесенней синузии 75 %. Содоминантами выступают *G. plicatus* (25) и *Allium ursinum* (35 %). В 2000 г. здесь было 2 четко отделенных локуса *G. plicatus*. Однако после организации охраны подснежников массовое срывание цветов на букеты и выкапывание луковиц прекратилось. На сегодняшний день наблюдается смыкание этих локусов и увеличение плотности популяций (118 особей/м^2). Популяция *G. plicatus* здесь полночленная, нормальная, с симметричным возрастным спектром (рис. 3). Преобладает семенное размножение. Встречаются клоны — до 27 особей в ювенильном, имматурном, виргинильном и генеративном состояниях (2—3 клона на 1 м^2). Наблюдается также семенное размножение.

III участок — в 39-м квадрате Креселецкого лесничества. Занимает площадь 4 км^2. *G. plicatus* растет в молодом дубово-грабовом лесу. Проективное покрытие травяного яруса ранневесенней синузии 50 %, 30 приходится на *G. plicatus*, 10 % — на *Allium ursinum*. Популяция молодая, инвазионная, с резко выраженным левосторонним спектром возрастных состояний (рис. 3). Пик спектра наблюдается у ювенильных особей — 450 особей/м^2. Преобладание ювенильных особей над проростками объясняется прорастанием семенного запаса прежних лет. Клонов много — 5—7 на 1 м^2. В клонах до 28 особей в имматурном, виргинильном и генеративном состояниях. Небольшое участие *Allium ursinum* и охрана на протяжении последних 4 лет способствует быстрому возобновлению популяции *G. plicatus*.

Состояние ценопопуляции *G. plicatus* на I—III участках свидетельствует о позитивном влиянии охраны редких видов растений на заповедной территории. Популяция увеличивает площади. Вид хорошо возобновляется как семенным путем, так и вегетативно.

IV участок — местопроизрастание возле Мотронинского монастыря (36-й, 42-й квадраты). *G. plicatus* занимает площадь 2 км². Растет в средневозрастном дубово-грабовом лесу (40—50 лет). Хорошо развит подрост. Проективное покрытие травяного яруса ранневесенней синузии 85 %. Доминирует *Allium ursinum* (65 %). С каждым годом этот вид занимает все бо́льшие площади. При размножении преимущественно семенным путем плотность его популяции также увеличивается. Это негативно влияет на состояние ценопопуляций других эфемероидов. Наиболее уязвимым оказался *G. plicatus*. Плотность популяции 74 особей/м². Возле взрослых растений изредка встречаются молодые ювенильные и имматурные растения. Популяция неполночленная, с резко выраженным правосторонним возрастным спектром, регрессивная (рис. 3). Молодые особи (j, im) и небольшие клоны (до 17 особей в ювенильном, имматурном, виргинильном и генеративном состояниях) наблюдаются только в местах, где отсутствует *Allium ursinum* или его плотность невысока.

V участок — местопроизрастание в окрестностях с. Лубенцы (10-й квартал Креселецкого лесничества). *G. plicatus* занимает площадь 10 км² в дубово-грабово-ясеневом молодом лесу (средний возраст деревьев 25—30 лет). Проективное покрытие травяного яруса ранневесенней синузии 60 %. На *G. plicatus* приходится 15, на *Allium ursinum* — 40 %. Здесь плотность *G. plicatus* также невелика — 38 особей/м². Популяция полночленная, но со значительным преобладанием растений (рис. 3). Популяция регрессивного типа.

На состояние ценопопуляции *G. plicatus* на IV и V участках значительно влияет увеличение плотности и площадей произрастаний *Allium ursinum*. Этот вид размножается здесь преимущественно семенным путем (всхожесть семян более 80 %). Плотность популяции достигает 780 особей/м². Популяция *A. ursinum* инвазионная, с резко выраженным левосторонним возрастным спектром. Увеличивая свой количественный и качественный состав *A. ursinum* вытесняет другие эфемероиды из фитоценозов. Для предотвращения его дальнейшего негативного влияния на ранневесенние синузии здесь необходимо проводить мониторинг ценопопуляций всех ранневесенних видов.

VI участок — местопроизрастание в окрестностях с. Касьяново (5-й квадрат Креселецкого лесничества). Здесь в 1999 г. проводилась вырубка леса. На сегодняшний день это участок естественного возобновления, где отрастают *Carpinus betulus*, *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *Pyrus communis* L. Высота этих деревьев до 3 м. Наблюдается значительное задернение почвы, что негативно влияет на ранневесеннюю синузию. Ее проективное покрытие всего 25 %. На *G. plicatus* приходится 10, 15 % — *Allium ursinum*. Редко встречаются *Scilla siberica*, *S. bifolia*, *Corydalis cava*, *C. solida*, *C. marshalliana*, *Ficaria verna*, *Mercurialis perennis* L. Молодых особей *G. plicatus* не наблюдается. Плотность популяции очень низкая — 13 особей/м². *G. plicatus* занимает площадь 10 км². Клоны практически не образует. Изредка встречаются клоны до 6 особей в виргинильном и генеративном состояниях. Популяция неполночленная, регрессивная (рис. 3).

Наблюдения на VI участке показывают негативное влияние деятельности человека (вырубка лесов в местах произрастания редких видов растений). Нарушения природных местопроизрастаний приводит к задернению почвы, изменению светового и водного режимов. Это обусловливает выпадение наиболее уязвимых видов из состава фитоценозов (в первую очередь, луковичных геофитов).

Морфометрические показатели *Galanthus plicatus* из популяций Крыма и Черкасской области во время цветения, см

Параметры	Растения из Крыма	Растения из Черкасской обл.
Длина зеленого листа	19.6	18.5
Ширина зеленого листа	2.5	2.2
Длина влагалищного листа	5.3	4.9
Длина луковицы	2.2	1.5
Диаметр луковицы	2.1	1.4
Длина цветоноса	22.8	21.8
Длина крыла	4.8	4.5
Длина внешних листочков околоцветника	2.2	2.1
Ширина внешних листочков околоцветника	1.2	1.1
Длина внутренних листочков околоцветника	1.2	0.8
Ширина внутренних листочков околоцветника	0.8	0.7

Наши исследования показали, что популяция *G. plicatus* урочища «Холодный Яр» неоднородная. Здесь наблюдаются как негативные последствия антропогенного и биотического факторов, так и позитивные результаты природоохранной деятельности. В условиях Черкасской обл. *G. plicatus* хорошо растет, цветет и плодоносит, дает семена, которые прорастают, размножается вегетативно. В полной мере проходят все фазы жизненного цикла. Растения мощные, их размеры отвечают размерам растений из крымских популяций (см. таблицу). Таким образом, популяция *G. plicatus* здесь характеризуется высоким уровнем жизненности. Однако мы наблюдали и регрессивные, неполночленные участки популяции, с правосторонним возрастным спектром и слабым вегетативным развитием в местах хозяйственной деятельности человека (вырубка леса) и в местах, где *Allium ursinum* на протяжении последних лет быстро завоевывает жизненное пространство, поскольку хорошо размножается семенным путем. У этого вида в условиях урочища «Холодный Яр» высокая всхожесть и жизнеспособность семян. Он занимает все бóльшие площади, плотность его популяции резко увеличивается, что не дает возможности прорастать менее жизнеспособным семенам *G. plicatus*. Кроме того, в тех местах, где доминирует *A. ursinum*, подснежник практически не образует клонов.

Следует заметить, что *G. plicatus* не единственный редкий вид флоры Украины, который произрастает как в Крымских горах, так и в Приднепровье. В «Холодном Яру», а также в Черном лесу (Кировоградская обл.) и в других лесных урочищах Приднепровья произрастает третичный реликт *Euonymus nana* Bieb., два локалитета которого были обнаружены в горах Крыма. В. Н. Голубев (1991), изучив эколого-ценотические условия местообитаний этого вида в Крыму и Приднепровье, пришел к выводу о флорогенетическом единстве комплекса видов в местообитаниях *Euonymus nana* в Крыму и в равнинной части Украины. Находка *G. plicatus* в Приднепровье является еще одним подтверждением флористической общности широколиственных лесов Крыма и равнинной части Украины. В свете всего изложенного выше логично допустить, что *G. plicatus* является реликтом флоры Приднепровья, а не заносным видом.

Как видно из приведенных выше описаний, *G. plicatus* хорошо сохранился на природно-заповедных территориях. При эксплуатации лесов состояние популяции становится катастрофическим.

Помимо *G. plicatus* и отмеченных выше редких видов *Euonymus nana* и *Allium ursinum* в «Холодном Яру» произрастают *Coronilla elegans* L., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Epipactis helleborine* (L.) Grantz (Шеляг-Сосонко, Курсон, 1979). Все они внесены в «Красную книгу Украины» (Червона.., 1996). Редкие виды «Холодного Яра» охраняются в упомянутом заказнике «Белоснежный» и памятнике природы общегосударственного значения «Холодный Яр» (площадь 553 га). Такого незначительного количества небольших площадей природно-заповедных территорий недостаточно для обеспечения охраны флористического разнообразия уникального лесного массива. Начиная с 1980-х годов обсуждается вопрос о необходимости создания заповедника «Холодный Яр», в состав которого вошла бы вся территория урочища. Создание такого заповедника позволило бы значительно улучшить охрану флористического разнообразия Украины в целом.

Гербарные сборы *G. plicatus* из урочища «Холодный Яр» переданы в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, Национального ботанического сада им. Н. Н. Гришко НАН Украины и Крымского государственного аграрного университета.

Благодарности

Авторы выражают благодарность заведующему филиалом «Холодный Яр» Национального историко-культурного заповедника «Чигирин» Б. В. Легоняку за помощь при проведении полевых исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т. Амарилисовые СССР. Морфология, систематика и использование. Л., 1970. 178 с.

Голубев В. Н. Новое местонахождение бересклета карликового (*Euonymus nana* Bieb.) в Крыму и вопрос о его эколого-фитоценотической природе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 5. С. 82—91.

Диденко С. Я. Хорология, онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Galanthus plicatus* (*Amaryllidaceae*) в Крыму // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 64—71.

Ена А. В. Ботанико-географические комментарии к списку эндемиков флоры Крыма // Укр. бот. журн. 2003. Т. 60. № 3. С. 255—264.

Єна А. В. Критичний аналіз дослідження ендемізму флори Криму // Наукові записки Тернопільського держ. університету. Сер.: Біол. 1999. № 1(4). С. 10—17.

Зернов А. С. Растения Северо-Западного Закавказья. М., 2000. 130 с.

Зернов А. С. Определитель сосудистых растений Севера Российского Причерноморья. М., 2002. 283 с.

Лозина-Лозинская А. С. Подснежник — *Galanthus* L. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 476—478.

Николаева Л. П. Galanthus // Редкие виды Молдавии. Кишинев, 1982. С. 40—43.

Червона Книга України. Рослинний світ. Київ, 1996. 608 с.

Шеляг-Сосонко Ю. Р., Курсон В. В. Рослинність «Холодного Яру» // Укр. бот. журн. 1979. Т. 46. № 1. С. 67—72.

Шеляг-Сосонко Ю. Р., Гейдеман Т. С., Чопик В. И. и др. Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии, Молдавии. Киев, 1997. С. 392.

Davis A. P. The genus *Galanthus*. Portland, Oregon, 1999. 297 p.

Zahariadi C. Galanthus L. // Flora Republicii Socialiste Romania. Bucuresti, 1966. T. 11. S. 406—413.

SUMMARY

The results of the study of geographical distribution, ecological and coenotical conditions of habitats, current state of populations of a new species for the flora of the plain part of Ukraine, *Galanthus plicatus* Bieb., are presented. Regressive changes of populations of the species are recorded. Recommendations on the protection of *G. plicatus* in Ukraine are submitted.

УДК 581.39 : 633.2.03(47)(–16) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 8

© В. И. Василевич, В. А. Смагин

О ГРАНИЦЕ МЕЖДУ СЫРЫМИ ЛУГАМИ И НИЗИННЫМИ БОЛОТАМИ

V. I. VASILEVICH, V. A. SMAGIN.
ON THE BOUNDARY BETWEEN WET MEADOWS AND FENS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vlvasil@VV14893.spb.edu amgalan@list.ru
Поступила 02.03.2007

Для уточнения границы между сырыми лугами и низинными болотами был проанализирован флористический состав сообществ с доминированием *Carex vulpina*, *C. cespitosa*, *C. nigra*, *C. acuta*, *Calamagrostis canescens*, *C. neglecta* и *Phalaroides arundinacea*. Основное внимание уделялось видам с высоким постоянством. К луговому типу растительности отнесены сообщества с высоким обилием *Carex vulpina* и *Phalaroides arundinacea*. Сообщества с доминированием *C. cespitosa* и *C. nigra* занимают положение на границе между сырыми лугами и низинными болотами, часть этих сообществ нужно относить к лугам, а другую часть — к болотам, выделяя соответствующие ассоциации. Асс. Caricetum gracilis, несмотря на сложность ее состава, является ассоциацией низинных болот. К низинным болотам следует относить сообщества с преобладанием *Calamagrostis neglecta*, *C. canescens*. Phalaridetum arundinaceae — ассоциация сырых лугов, в которой нередки виды прибрежно-водных сообществ.

Ключевые слова: сырые луга, низинные болота, прибрежно-водная растительность, сообщества Carex vulpina, Carex cespitosa, Carex nigra, Carex acuta, Calamagrostis canescens, Calamagrostis neglecta, Phalaroides arundinacea.

Целью данной работы являлось уточнение границы между луговым типом растительности, с одной стороны, и низинными болотами и прибрежно-водной растительностью — с другой. В отечественной фитоценологии общепризнанным является определение луга, данное А. П. Шенниковым (1938, 1941), согласно которому луга — сообщества многолетних травянистых мезофитов. Но при отнесении видов к мезофитам или к другим экологическим группам единогласие среди ботаников отсутствует. Шенников понимал луговой тип растительности очень широко и включал в него многие сообщества травяных болот. Т. А. Работнов (1959, 1974) относил к лугам и сообществам на бедных почвах (в частности, белоусники, которые Шенников считал пустошами). Б. М. Миркин и Л. М. Гареева (1978) отметили, что границы этого типа растительности разрывают многие формации на луговую и болотную или луговую и прибрежно-водную части. К. А. Куркин (1996) предложил проводить границу между болотистыми лугами и травяными болотами между ступенями увлажнения 93 и 94 по шкале Раменского. Во флористической классификации отсутствует понятие о типе растительности. Класс Scheuchzerio—Caricetea nigrae включает сообщества заболоченных лугов, низинных и переходных болот, топей и мочажин верховых болот. По-видимому, решать вопрос о том, какие типы сообществ относить к заболоченным лугам, а какие — к низинным болотам, нужно, исходя из флористического состава сообществ. Если в каком-то типе сообществ преобладают виды, фитоценотический и экологический оптимумы которых находятся на влажных лугах, то такие сообщества следует относить к лугам, а если в сообществе преобладают виды с оптимумом на низинных болотах, то несомненна их принадлежность к низинным болотам.

Мы отобрали типы сообществ, которые находятся на границе между лугами и низинными болотами. Во флористической классификации такие ассоциации выделяют по доминирующим видам, что соответствует формациям в эколого-фитоце-

нотической классификации. Это сильно облегчает сопоставление с литературными данными.

Работа проводилась с сообществами, в которых доминируют *Carex vulpina*,[1] *C. cespitosa*, *C. nigra*, *C. acuta*, *Calamagrostis canescens*, *C. neglecta*, *Phalaroides arundinacea*. При анализе этих типов сообществ мы придавали основное значение экологическому составу видов с постоянством 40 % и более. Чешские геоботаники широко используют для характеристики ассоциаций характерные комбинации видов, в которые входят виды с постоянством более 60 %. Чтобы расширить набор видов, мы использовали эти комбинации в более широком объеме. Использовать весь флористический состав для этой цели не стоит, так как в любой ассоциации присутствует очень большое число видов с низким постоянством, очень разных по экологии и случайных в этом типе местообитаний.

Caricetum vulpinae Nowinski 1927

Сообщества с доминированием *Carex vulpina* во флористической ассоциации всегда рассматриваются как одна ассоциация. Мы имели в своем распоряжении 10 геоботанических описаний с территории Северо-Запада России и 8 описаний из поймы р. Вятки. Характерные комбинации видов в этих двух регионах различаются весьма сильно. Общие виды, не считая *Carex vulpina*, это — *Galium palustre*, *Carex vesicaria*, *Ranunculus repens*. Из этих видов только *Carex vesicaria* можно отнести к видам низинных болот. Описания из поймы Вятки содержат больше луговых видов; в их характерную комбинацию видов входят *Alopecurus pratensis*, *Lysimachia nummularia*, *Poa palustris*, в описаниях с Северо-Запада — *Vicia cracca*.

Большая часть видов этих характерных комбинаций — виды, имеющие свой фитоценотический оптимум на влажных лугах: *Filipendula ulmaria*, *Caltha palustris*, *Ranunculus repens*, *Myosotis palustris*, *Mentha arvensis. Galuim palustre*, одинаково широко распространен как на сырых лугах, так и на низинных болотах, и не может быть использован для их разграничения. Видов, связанных с прибрежно-водными экотопами, сравнительно немного — *Alisma plantago-aquatica* и *Eleocharis palustris*. Последний вид растет и в пойменных мезофильных сообществах, где он становится эфемероидом (Шенников, 1930). Эту ассоциацию относят к союзу Calthion (луговой класс Molinio—Arrhenatheretea) или Magnocaricion (класс прибрежно-водной растительности Phragmitetea). В обоих случаях это не болотный класс Scheuchzerio—Caricetea fuscae (nigrae).

В большинстве работ по Caricetum vulpinae среди постоянных и обильных видов виды низинных болот не приводятся (Данилова, Шахурдин, 1936; Сцепановіч, 2000; Булохов, 2001; Balátová-Tuláčková, 1965; Denisiuk, 1967, 1980; Kovař, 1981). Заметное участие в этой ассоциации может принимать *Carex acuta* (Balátová-Tuláčková, 1966; Ružickova, 1971; Shelyag-Sosonko et al., 1987). Отдельные виды низинных болот или прибрежно-водной растительности могут встречаться в Caricetum vulpinae. Это *Ranunculus flammula*, *Glyceria fluitans*, *Carex vesicaria* (Сапегин, 1986; Ružickova, 1971; Blažková, 1973; Mat'ašová, 1987). Только в работе А. Д. Булохова (1990б) таких видов 3: *Stellaria palustris*, *Iris pseudacorus*, *Agrostis canina*.

В асс. Vicio craccae—Carietum vulpinae Mirkin 2002 доминируют диагностические виды *Carex vulpina* и *C. acuta*. Еще один диагностический вид — *Vicia crac-*

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), мхов — по И. И. Абрамову и Л. А. Волковой (1998).

ca. В субасс. veronicetosum scutellatae в составе диагностической группы нет других видов мокрых экотопов, кроме *Veronica scutellata* (Григорьев и др., 2002). М. В. Марков (1955) приводит для поймы р. Камы Caricetum vulpinae heleocharidosum, в которой обилен *Eleocharis palustris*, а местами обильны *Carex acuta*, *Allium angulosum*, *Mentha arvensis*, *Achillea ptarmica*. Во всех работах, где приводится более или менее детальная характеристика этой ассоциации, луговые виды преобладают как по числу, так и по обилию. Caricetum vulpinae следует относить к синтаксонам сырых лугов.

Caricetum cespitosae Steffen 1931

Среди постоянных видов этой ассоциации на Северо-Западе России виды низинных болот играют значительную роль. К таким видам можно отнести *Comarum palustre*, *Carex rostrata*, *Stellaria palustris*, *Scutellaria galericulata* и *Equisetum fluviatile*. Из видов влажных лугов нередки *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Veronica longifolia*, *Viola palustris*, *Caltha palustris*, *Crepis paludosa*. Луговых мезофитов в этой ассоциации мало — *Rumex acetosa*, *Poa pratensis*. Эта ассоциация гораздо более влажная, чем асс. Caricetum vulpinae.

Все сообщества с высоким проективным покрытием *Carex cespitosa* чаще всего рассматриваются в рамках асс. Caricetum cespitosae, для которой приводится один характерный вид — *Carex cespitosa*. Эту ассоциацию часто относят к союзу Calthion, но A. Pałczyński (1975) относит ее к союзу Calamagrostion neglectae класса Scheuchzerio—Caricetea nigrae. Среди постоянных видов этой ассоциации в Центральной Европе бóльшую часть составляют виды влажных лугов (*Scirpus sylvaticus*, *Caltha palustris*, *Polygonum bistorta*, *Cirsium palustre*, *Coronaria flos-cuculi*, *Cardamine pratensis* — Blažková, 1973; Balátová-Tuláčková, 1981; Špániková, 1983; Balátová-Tuláčková, Kontrišová, 1999), но немало и луговых мезофитов (*Ranunculus auricomus*, *R. acris*, *Deschampsia cespitosa*, *Poa pratensis*, *P. trivialis*, *Lathyrus pratensis*, *Festuca rubra*, *Alopecurus pratensis* — Blažková, 1973; Balátová-Tuláčková, 1981; Балявичене, 1991). В обзорной работе по влажным лугам и болотам Чехии (Rybniček et al., 1984) среди 22 индикаторных видов этой ассоциации только *Equisetum palustre* можно считать видом низинных болот. Эта индикаторная группа видов включает такие луговые мезофиты, как *Sanguisorba officinalis*, *Ranunculus acris*, *Lathyrus pratensis*, *Festuca pratensis*.

В асс. Comaro—Caricetum cespitosae (Dagys, 1932) Bal.-Tul. 1978 постоянен и иногда доминирует *Comarum palustre*, а среди постоянных видов — *Carex rostrata*, *C. diandra*, *Peucedanum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum fluviatile*, т. е. виды низинных болот. В этой ассоциации луговые виды не играют сколько-нибудь значительной роли. Сюда же нужно отнести и Caricetum cespitosae из заповедника «Брянский лес» (Федотов, 1999), которую автор включает в союз Magnocaricion elatae, так как в ее составе постоянно присутствуют болотные и прибрежно-водные виды: *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Rumex hydrolapathum*, *Lythrum salicaria*, *Equisetum fluviatile*. Асс. Polemonio—Caricetum cespitosae Grigorjev et al. 2002, выделенная в Башкирии (Григорьев и др., 2002), в число диагностических видов которой входят *Carex acutiformis* и *Ligularia sibirica*, содержит гораздо больше болотных видов и она более эвтрофная, чем асс. Caricetum cespitosae. Среди ее постоянных видов — *Carex juncella*, *Scutellaria galericulata*, *Lycopus europaeus*, *Rumex aquaticus*, *Lythrum salicaria*, *Epilobium palustre*. Но в ее составе много луговых мезофитов, и автор относят ее к союзу Calthion, хотя видов, характеризующих этот

союз, в данной ассоциации почти совершенно нет. Deschampsio—Caricetum cespitosae Turubanova 1986 из поймы р. Вычегды (Турубанова, 1986) не имеет принципиальных отличий от Caricetum cespitosae.

На территории России дернистоосочники известны из многих районов. А. П. Шенников (1914) первым привел их характеристику из бывшей Олонецкой губернии. Виды низинных болот в них отсутствуют. В дернистоосочниках из поймы р. Вычегды часто встречаются *Carex aquatilis*, *C. vesicaria*, но остальные обильные и постоянные виды — виды влажных лугов (Котелина, 1959). На Урале содоминантом выступает *Carex juncella* — вид, близкий по экологии к *C. cespitosa*, из болотных видов встречаются *Comarum palustre* и виды рода *Drepanocladus* (Сторожева, 1962). Более заболоченные дернистоосоковые луга встречаются в верховьях Камы, в которых обильны *Carex vesicaria*, *Comarum palustre*, *Epilobium palustre* (Крюгер, 1954). В. А. Смагин (2000) пишет, что при доминировании *Carex cespitosa* содоминантом иногда выступает *Equisetum fluviatile*, а постоянные виды — *Comarum palustre* и *Filipendula ulmaria*. Такие сообщества можно уже относить к низинным болотам.

Положение дернистоосоковых сообществ на границе между сырыми лугами и низинными болотами несомненно. Граница между типами растительности — не линия. В переходной полосе на соотношении болотных и луговых видов сказываются не только небольшие различия в условиях среды, но и случайное варьирование. Caricetum cespitosae можно считать ассоциацией сырых лугов, а Comaro—Caricetum cespitosae нужно отнести к низинным болотам. Безусловно, под названием Caricetum cespitosae описывают 2 разные ассоциации, относящиеся к разным типам растительности и разным классам флористической классификации.

Caricetum nigrae Br.-Bl. 1915

Сообщества с доминированием *Carex nigra* оказались флористически неоднородными и были поделены на две части на основе наличия групп видов мезофитов и гигрофитов. В группе описаний с мезофитами постоянны *Cirsium palustre*, *Coronaria flos-cuculi*, *Ranunculus acris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Rumex acetosa*, *Deschampsia cespitosa*, *Poa pratensis*, *Lathyrus pratensis*. В группе описаний с гигрофитами постоянны *Comarum palustre*, *Carex rostrata*, *Epilobium palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Menyanthes trifoliata*, т. е. виды, не заходящие даже на сырые луга, а луговые мезофиты в ней отсутствуют. Обычно все сообщества с доминированием *Carex nigra* включают в одну ассоциацию, где наблюдается смесь луговых и болотных видов, и относят ее к классу Scheuchzerio—Caricetea nigrae (заболоченные луга и низинные болота). Целесообразно разделить эту ассоциацию на две и дать название мезофильной — Filipendulo ulmariae—Caricetum nigrae, а второй гигрофильной — Carici rostratae—Caricetum nigrae.

В индикаторную группу Caricetum nigrae Br.-Bl. 1915 входит большое число видов влажных лугов, немного луговых мезофитов (*Ranunculus acris*, *Anthoxanthum odoratum*) и несколько видов низинных болот: *Agrostis canina*, *Eriophorum polystachion*, *Equisetum palustre*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum squarrosum* (Rybniček et al., 1984). В разных районах Центральной Европы флористический состав этой ассоциации может отличаться очень сильно. Среди постоянных видов могут полностью отсутствовать виды эвтрофных болот (Reif et al., 1989); или присутствуют такие болотные виды, как *Agrostis canina*, *Carex echinata*, *Eriophorum polystachion* (Balátová-Tuláčková, 1980; Götz, Riegel, 1989). К ним можно добавить *Calliergon*

stramineum (Lindhard, 2002). Иногда моховой ярус образуют *Sphagnum squarrosum*, *S. nemoreum*, *S. magellanicum* (Fiałkowski et al., 1990) или *Spagnum fallax* и *Polytrichum commune* (Jahn, 1989). В асс. Caricetum nigrae выделяют несколько субассоциаций, наиболее олиготрофная из них vaccinietosum oxicocci с дифференциальными видами: *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. nemoreum* (Lindhard, 2002). В субасс. caricetosum rostratae доминирует *Carex rostrata*, а дифференциальный вид — *Menyanthes trifoliata* (Balátová-Tuláčková, Hubl, 1985). По данным Ю. Балявичене (1991), сообщества ассоциации встречаются по всей Литве, на слабокислых торфянистых почвах с уровнем воды в середине лета на глубине 0.5—0.6 м. Доминантами являются, кроме *Carex nigra*, *Agrostis stolonifera*, *Deschampsia cespitosa*, *Carex panicea*, *Galium uliginosum*, *Geum rivale*, *Ranunculus repens*, что говорит о не болотном характере ассоциации. Асс. Caricetum nigrae из Шварцвальда (K. Dierssen, B. Dierssen, 1984) и Австрии (Steiner, 1992) являются типично болотной, причем свойственной переходным сфагновым болота. Бóльшая часть описаний относится к субассоциациям sphagnetosum fallacis, s. flexuosi, s. angustifolii, s. auriculati, s. obtusi.

Кроме этой ассоциации в литературе можно найти еще несколько с доминированием *Carex nigra*. Асс. Carici—Agrostetum (Hundt, 1964) характеризуется высоким обилием *Eriophorum polystachion* и постоянством *Agrostis canina*, *Viola palustris*, *Carex echinata*, а также *Caltha palustris*, *Polygonum bistorta*, *Nardus stricta*, *Potentilla erecta*, *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia cespitosa*. Среди постоянных видов больше видов влажных лугов. В асс. Parnassio—Caricetum nigrae Oberd, 1957, которая встречается на богатых почвах в горном и субальпийском поясах, много как луговых, так и болотных видов (Jahn, 1989; Reif et al., 1989), но она сильно отличается по флористическому составу от сообществ Carex nigra на Северо-Западе. Асс. Junco—Caricetum nigrae Passarge 1964, произрастающая на кислых торфах или минеральной почве (Ružickova, 1971, Rybniček, 1974), содержит в характерной комбинации также луговые мезофиты (*Ranunculus acris*, *Lysimachia nummularia*), виды влажных лугов (*Caltha palustris*, *Filipendula ulmaria*, *Juncus effusus*) и виды эвтрофных болот (*Carex panicea*, *C. lepidocarpa*).

Pałczyński (1975) приводит асс. Ranunculo—Caricetum fuscae, в составе которой заметно преобладают болотные виды. Диагностируется она 2 видами: *Carex nigra* и *Ranunculus flammula*. Моховой ярус образуют гипновые мхи, в основном *Calliergonella cuspidata*, которая широко распространена на сырых лугах и в слегка заболоченных лесах.

Сообщества, в которых доминирует *Carex nigra*, следует включать в несколько ассоциаций. Эти сообщества находятся на границе луговой и болотной растительности, частью относясь к одному, частью к другому типу растительности.

Caricetum gracilis Tx. 1937

Это очень широко представленная на Северо-Западе России ассоциация. В нашем распоряжении имелось более 100 описаний, что позволило провести исследование ее флористической однородности с помощью межвидовых сопряженностей. D. Goodall (1953) выдвинул критерий однородности группы площадок (геоботанических описаний), согласно которому в однородном наборе площадок отсутствуют какие-либо сопряженности между видами, все они распределены независимо друг от друга. Проведенная работа такого рода подтвердила флористическую однородность остроосоковых сообществ (Стром, 1995). В характерную комбинацию

этой ассоциации входят *Carex acuta*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Comarum palustre*, *Carex vesicaria*, *Filipendula ulmaria*. Луговые мезофиты здесь полностью отсутствуют. Несомненна принадлежность этой ассоциации к низинным болотам. Ассоциация характеризуется абсолютным преобладанием *Carex acuta* и довольно бедным видовым составом. Она очень хорошо совпадает с одноименной ассоциацией, приведенной D. Blažková (1971), которая считала ее однородной и воздержалась от выделения каких-либо субассоциаций.

В европейской флористической классификации в подавляющем большинстве работ все сообщества с доминированием *Carex acuta* рассматриваются в ранге одной ассоциации, для которой *C. acuta* является единственным характерным видом. В табл. 1 приведены характерные комбинации видов из разных районов широкого географического ареала этой ассоциации. Из табл. 1 видно, что состав постоянных видов варьирует весьма сильно, но это еще мало о чем говорит. Выборки в большинстве случаев невелики, и какой-то вид мог то попадать, то не попадать в число постоянных в результате случайного варьирования. Если же вид часто

ТАБЛИЦА 1

Характерные комбинации видов в асс. Caricetum gracilis

Вид	Источники данных														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Carex acuta	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Ranunculus repens	x	x		x	x		x	x	x			x	x		x
Carex vulpina	x	x	x				x		X						
Carex vesicaria			x	x					x	X	x		x		
Carex nigra	x					x									
Carex acutiformis														x	
Poa palustris	x			x	x	x	x							x	
Poa trivialis						x		x					x	x	
Galium palustre	x		x			x	x	x	x	x		x	x	x	x
Alopecurus pratensis	x					x							x	x	
Coronaria flos-cuculi	x					x							x		x
Lathyrus palustris	x														
Caltha palustris	x			x	x	x	x	x	x			x	x	x	
Myosotis palustris	x					x					x			x	
Cardamine pratensis								x		x		x	x		
Lysimachia nummularia	x					x			x			x	x		
Juncus atratus	x														
Gratiola officinalis	x						x								
Orchis palustris	x														
Alisma plantago-aquatica		x	x									x			
Lythrum virgatum		x													
Lythrum salicaria					x			x	x	x		x	x		
Eleocharis palustris		x	x				x								
Stachys palustris		x													
Sium latifolium		x	x						x			x			
Elytrigia repens		x													
Butomus umbellatum		x													
Veronica scutellata				x											
Glyceria fluitans				x				x							
Glyceria maxima										x		x			
Phalaroides arundinacea				x						x	x		x	x	x

Вид	Источники данных														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Iris pseudacorus					x				x						
Lysimachia vulgaris						x			x		x				x
Stellaria palustris						x		x							
Mentha aquatica						x			x						
Rumex aquaticus						x									
Ranunculus flammula						x		x	x						
Sanguisorba officinalis						x									
Deschampsia cespitosa						x							x		
Equisetum palustre						x									
Holcus lanatus						x									
Juncus effusus						x							x		
Rumex crispus						x									
Potentilla anserina							x					x			
Polygonum amphibium										x					
Equisetum fluviatile										x	x	x		x	
Lemna minor											x				
Rorippa amphibia												x			
Scirpus sylvaticus												x		x	
Rumex acetosa													x		
Mentha arvensis													x		
Phragmites australis														x	
Trifolium repens														x	
Festuca pratensis														x	
Ranunculus acris														x	
Festuca rubra														x	
Poa pratensis														x	
Trifolium pratense														x	
Filipendula ulmaria															x

Примечание. Источники данных. 1 — Sheliag-Sosonko et al., 1987; 2 — Голуб, Савельева, 1988; 3 — Balátová-Tuláčková, 1966; 4 — Булохов, 1990а; 5 — Passarge, 1964; 6 — Kovař, 1981; 7 — Kovacs, Mathe, 1967; 8 — Herezniak, 1972; 9 —Ružickova, 1971; 10 — Blažkova, 1973; 11 — Balátová-Tuláčková, 1980; 12 — Krzywanski, 1974; 13 — Zaluski, 1974; 14 — Baryla, 1970; 15 — Булохов, 2001.

встречается как постоянный, то велика вероятность, что и в генеральной совокупности (в полном наборе всех существующих сообществ данной ассоциации) он имеет высокое постоянство. Таких видов оказалось немного. Это *Ranunculus repens*, *Galium palustre*, *Caltha palustris*, *Carex vesicaria*, *Poa palustris*, *Lythrum salicaria*, *Phalaroides arundinacea*. Из этих видов только *Carex vesicaria* — вид, имеющий свой экологический оптимум на низинных болотах. Такие виды значительно лучше, чем характерные или диагностические виды, отражают экологические особенности ассоциации. Очень важно также соотношение экологических групп среди этих видов.

В Восточной Европе выделяют и другие ассоциации, где обильна *Carex acuta*. В асс. Carici acutae—Glycerietum maximae Shelyag-Sosonko et al. 1985 доминируют *Carex acuta* и *Glyceria maxima*. С постоянством IV—V класса встречаются *Myosotis palustris*, *Carex vulpina*, *Phalaroides arundinacea*, *Symphytum officinale*, *Ranunculus repens*, *Potentilla anserina*, *Carex nigra*, *Orchis palustris*. Все эти виды, за исключением *Symphytum officinale*, входят в характерные комбинации Caricetum gracilis, хотя бы изредка. Л. М. Сапегин (1986) выделил вариант с высоким

обилием *Glyceria maxima*. Из Западной Сибири известна асс. Pediculari sibiricae—Caricetum acutae Denisova 1988 (Ильина и др., 1988), среди диагностических видов которой — *Pedicularis sibirica*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Ranunculus lingua*, что отражает условия продолжительного паводка в низовьях Оби и Иртыша. В Удмуртии были выделены 2 новые ассоциации: Carici acutae—Deschampsietum cespitosae Mirkin 1986 и Carici vulpinae—acutae Mirkin 1986. В первой из них почему-то нет ни одного обильного вида, а среди диагностических видов только *Taraxacum officinale* и *Vicia cracca* специфичны для этой ассоциации. Во второй ассоциации только *Plantago major* является специфичным (Туганаев и др., 1986). По-видимому, эти ассоциации можно считать лишь субассоциациями Caricetum gracilis.

В Caricetum gracilis из Центральной Европы в ряде случаев выделяют варианты: Filipendula ulmaria (Ružickova, 1971) или субассоциации Cardamine pratensis (Ahlmer, 1989), naumburgietosum (Blažkova, 1973), в которой дифференциальными видами являются *Naumburgia thyrsiflora*, *Carex cinerea* и встречаются *C. diandra*, *Comarum palustre*, *Cicuta virosa*, *Calliergonella cuspidata*. Последняя субассоциация может быть отнесена к низинным болотам. Такова же субассоциация comaretosum palustre с дифференциальными видами *Carex rostrata*, *Menyanthes trifoliata*, *Agrostis canina* (Balátová-Tuláčková, 1965, 1978; Kraska, 1979; Schrautzer, 1988). Субассоциации equisetosum limosae и filipenduletosum ulmariae приводит Z. Denisiuk (1967, 1980).

Из этого обзора видно, что Caricetum gracilis представляет собой сложный комплекс подчиненный синтаксонов. На Северо-Западе ее сообщества занимают пограничное положение между сырыми лугами, низинными болотами и прибрежно-водной растительностью. Флористическая однородность очень большой выборки сообществ этой ассоциации вызывает сомнения в обоснованности выделения всех этих субассоциаций. Все сообщества с высоким обилием *Carex acuta* следует рассматривать как одну ассоциацию, относящуюся к низинным болотам. Обычно сообщества Carex acuta монодоминантны, но иногда ей содоминируют *Equisetum fluviatile*, *Carex vesicaria*, *Calamagrostis neglecta*.

Peucedano—Calamagrostidetum canescentis Weber 1978

В наших описаниях с доминированием *Calamagrostis canecsens* характерную комбинацию образуют *Calamagrostis canescens*, *Lemna minor*, *Comarum palustre*, *Galium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Carex vesicaria*, *Scutellaria galericulata*, *Filipendula ulmaria*. Из них только *Filipendula ulmaria* имеет фитоценотический оптимум на влажных лугах. Литература по сообществам с доминированием *Calamagrostis canescens* очень скудная. Видовой состав наших описаний далеко не полно совпадает с тем, что приводят для Центральной Европы, но во всех случаях преобладают виды низинных болот и прибрежно-водные (Schrautzer, 1988; Nigge, 1988; Mierwald, 1988). В немногочисленных работах по Восточной Европе приводятся сероватовейниковые сообщества с пестрой смесью видов низинных болот и сырых лугов (Антипин, Пчелкин, 1929; Сцепановіч, 2000). В Карелии (Раменская, 1958) в этих сообществах преобладают виды низинных болот. Эту ассоциацию относят к союзу Magnocaricion класса Phragmitetea. Это весьма пестрый класс, включающий ассоциации прибрежно-водной растительности и низинных болот. Целесообразно оставить эту ассоциацию в данном классе, но считать ее типом сообществ низинных болот.

Calamagrostidetum neglectae Tolpa 1956

Сообщества с доминированием *Calamagrostis neglecta* очень редко приводят в литературе как по Центральной, так и по Восточной Европе. В нашем распоряжении имелось 33 описания этих сообществ с территории Северо-Запада. Характерную комбинацию видов этой ассоциации составляют *Calamagrostis neglecta*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Peucedanum palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsiflora*. Так же как в предыдущей ассоциации, это все виды низинных болот. Эту группу сообществ удалось разделить на две части по дифференциальной группе видов топей. Сырая группа описаний характеризуется абсолютным преобладанием видов эвтрофных болот. В более сухой группе с постоянством 50 % и более встречаются *Carex nigra*, *Comarum palustre*, *Lythrum salicaria*, *Lysimachia vulgaris*. Это также сообщества эвтрофных болот. Интересно отметить, что эти две группы сообществ не имеют общих постоянных видов, кроме *Calamagrostis neglecta*. Несмотря на это, гигрофиты преобладают в обеих группах, а участие мезофитов и гигромезофитов незначительно.

В Нижегородской обл. в сообществах с доминированием *Calamagrostis neglecta* обильны *Agrostis canina* и *Ranunculus repens*, постоянны *Carex vesicaria* и *Galium uliginosum* (Смирнова, Гаревская, 1974). В Латвии в них постоянны *Festuca rubra*, *Caltha palustris*, *Comarum palustre*, *Galium uliginosum* (Сабардина, 1957). На Обь-Иртышских лугах в этих сообществах встречаются *Poa pratensis*, *Phalaroides arundinaceak*, *Carex vesicaria*, *C. rostrata*, *C. cespitosa*, *Ranunculus repens*, *Galium palustre*, *Myosotis palustris* (Дыдина, 1961). В Карелии в формации Calamagrostis neglecta постоянны *Agrostis canina*, *Carex nigra*, *Comarum palustre* (Раменская, 1958).

Отличия по местообитанию с предыдущей ассоциацией из флористического состава не усматриваются, но эти 2 вида *Calamagrostis* имеют разную экологическую амплитуду. *C. canescens* является широко распространенным доминантом слабо заболоченных мелколиственных лесов, где *C. neglecta* полностью отсутствует. *C. neglecta* имеет фитоценотический оптимум на низинных болотах, где он является константным видом ряда осоковых ассоциаций. Это наиболее болотная ассоциация из всех, рассматриваемых в этой статье.

Phalaridetum arundinaceae Libbert 1931

В 51 описании сообществ с доминированием *Phalaroides arundinacea* характерную комбинацию образуют *Phalaroides arundinacea*, *Filipendula ulmaria*, *Veronica longifolia*, *Galium palustre*, *Carex acuta*. Только *Carex acuta* является видом низинных болот, *Filipendula ulmaria* и *Veronica longifolia* — виды влажных лугов, а *Galium palustre* встречается как на влажных лугах, так и на низинных болотах. В многочисленных описаниях этой ассоциации из Восточной и Центральной Европы видовой состав варьирует достаточно сильно, но все же в большинстве случаев очевидно преобладание видов влажных лугов. В ряде случаев заметна примесь прибрежно-водных видов с высоким постоянством (*Iris pseudacorus*, *Glyceria maxima*, *Sparganium erectum*). Сообщества с доминированием канареечника находятся на границе трех типов растительности: лугов, низинных болот и прибрежно-водной растительности.

Сравнение видового состава канареечниковых сообществ в разных районах ареала показало (табл. 2), что характерные комбинации не имеют видов, которые были бы постоянны в большом числе выборок. Ничто не объединяет эти выборки, кроме доминирования *Phalaroides arundinacea*.

ТАБЛИЦА 2

Характерные коибанции видов в асс. Phalaridetum arundinaceae

Вид	Источники данных									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Phhalaroides arundinaceae	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Galium palustre	x		x				x		x	x
Achillea cartilaginea	x									
Ranunculus repens	x								x	
Carex acuta	x								x	x
Carex acutiformis					x					
Carex vulpina		x								x
Mentha arvensis	x									
Symphytum officinale		x								
Alopecurus pratensis		x								x
Lysimachia nummularia		x	x							x
Geranium palustre		x								
Allium angulosum		x								
Lysimachia vulgaris		x								
Myosotis palustris		x			x					
Gratiola officinalis		x		x						
Iris pseudacorus			x			x				
Lythrum salicaria			x						x	
Mentha aquatica			x							
Ranunculus repens			x		x					x
Sium latifolium				x						
Equisetum fluviatile				x			x			x
Caltha palustris					x				x	x
Cardamine amara					x					
Scutellaria galericulata						x				
Galeopsis tetrahit						x				
Glyceria maxima							x		x	
Acorus calamus							x			
Rumex hydrolapathum							x		x	
Phragmites australis								x		x
Glyceria plicata								x		
Glyceria fluitans								x		
Poa palustris								x		x
Veronica beccabunga								x		
Rorippa amphibian								x	x	
Equisetum palustre									x	
Coronaria flos-cuculi										x

Примечание. Источники данных: 1 — Булохов, 2001; 2 — Sheliag-Sosonko et al., 1987; 3 — Passarge, 1964; 4 — Сапегин, 1986; 5 — Izdebska, 1969; 6 — Balátová-Tuláčková, 1978; 7 — Tomaszewicz, Klosowski, 1985; 8 — Moore, 1958; 9 — Zaluski, 1976; 10 — Балявичене, 1991.

Эта ассоциация выделяется по доминированию *Phalaroides arundinacea*, который чаще всего и указан как единственный характерный или диагностический вид (Сапегин, 1986; Булохов, 2001; Григорьев и др., 2002; Galunder, 1988; Grzelak, Kaczmarek, 2004), иногда к нему добавляют *Poa palustris* (Izdebska, 1969; Baryla, 1970; Załuski, 1976; Tomaszewicz, Kłosowski, 1985). Вряд ли стоит рассматривать как отдельную асс. Filipendulo—Phalaridetum (Чемерис, Бобров, 2002) и относить ее к союзу Filipendulion, так как *Filipendula ulmaria* нередко является достаточно постоянной и в обычном Phalaridetum. Ю. Балявичене (1991) в качестве постоянных

видов приводит *Caltha palustris*, *Carex acuta*, *Poa palustris*, *Ranunculus repens*, *Lysimachia nummularia*, *Agrostis stolonifera*, *Cardamine pratensis*, *Potentilla anserina*, *Galium palustre* и включает ее в союз Magnocaricion elatae. К этому же союзу ее относит и W. Matuszkiewicz (1984). Диагностическим видом указан лишь доминант. В качестве постоянно встречающихся — *Deschampsia cespitosa*, *Lysimachia nummularia*, *Poa trivialis*, *P. pratensis*, *Rumex acetosa*, *R. crispus*, *Alopecurus geniculatus*, но это говорит, скорее, о принадлежности ассоциации к лугам, а не к низинным болотам или прибрежно-водной растительности.

Выводы

Анализ видового состава ряда синтаксонов, находящихся на границе сырых лугов и низинных болот, показал, что ассоциации Caricetum vulpinae и Phalaridetum arundinaceae следует считать ассоциациями сырых лугов. Группы сообществ с преобладанием *Carex cespitosa* и *C. nigra* находятся на границе между лугами и болотами. Каждую из них необходимо делить на 2 ассоциации, одна из которых относится к сырым лугам, а другая — к низинным болотам. Чисто болотными являются ассоциации Peucedano—Calamagrostidetum canescentis и Calamagrostidetum neglectae. Все сообщества, в которых доминирует *Carex acuta*, нужно относить к одной асс. Caricetum gracilis. Ряд ассоциаций с этим видом, выделенных по присутствию видов влажных лугов, следует рассматривать как относительно сухой край амплитуды этой ассоциации.

Вопрос о том, к каким союзам, порядкам и классам нужно относить эти ассоциации, не ставится. Существует большой разнобой в определении их места в системе флористической классификации, и для обоснованного решения этого необходим пересмотр объема ряда синтаксонов высокого ранга.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49280) и программы «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., *Волкова Л. А.* Определитель листостебельных мхов Карелии // Arctoa. 1998. Vol. 7. Suppl. 1. 390 p.

Антипин Н. А., *Пчелкин В. М.* Заливные луга по реке Нерли // Тр. Иваново-Вознесенского губ. научн. общ. краевед. 1929. Вып. 6. С. 7—57.

Балявичене Ю. Синтаксономо-фитогеографическая структура растительности Литвы. Вильнюс, 1991. 218 с.

Булохов А. Д. Синтаксономия травянистой растительности южного Нечерноземья. 1. Кл. Phragmiti—Magnocaricetea. Деп. в ВИНИТИ. 1990а. 41 с.

Булохов А. Д. Синтаксономия травянистой растительности Южного Нечерноземья. 3. Пор. Molinietalia. Деп. в ВИНИТИ. 1990б. 57 с.

Булохов А. Д. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск, 2001. 296 с.

Голуб В. Б., *Савельева Л. Ф.* Травянистые растительные сообщества пойм рек бассейна Дона в пределах Волгоградской области. 1988. Деп. в ВИНИТИ. 46 с.

Григорьев И. Н., *Соломещ А. И.*, *Алимбекова Л. М.*, *Онищенко Л. И.* Влажные луга республики Башкортостан. Уфа, 2002. 157 с.

Данилова М. М., *Шахурдин В. Н.* Классификация лугов долины Камы и ее притоков на отрезке Пермь—Соликамск // Изв. Биол. НИИ при Пермском ун-те. 1936. Т. 10. Вып. 9—10. С. 453—465.

Дыдина Р. А. Обь-Иртышские луга в пределах Ханты-Мансийского округа // Тр. НИИ с/х Крайнего Севера. 1961. Т. 10. С. 159—250.

Ильина И. С., Денисова А. В., Миркин Б. М. Синтаксономия растительности низовий Оби и Иртыша. 2. Классы Phragmitetea и Molinio—Arrhenatheretea. Деп. в ВИНИТИ. 1988. 30 с.

Котелина Н. С. Пойменные луга р. Вычегды и пути их улучшения // Луга Коми АССР. М.; Л., 1959. С. 5—172.

Крюгер В. А. О формировании луговой растительности в пойме Верхней Камы // Уч. зап. Молотовск. ун-та. 1954. Т. 8. Вып. 4. С. 19—42.

Куркин К. А. Луговой тип растительности и его отграничения от других типов // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1. С. 12—20.

Марков М. В. Флора и растительность пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР. Ч. 1 // Уч. зап. Казан. ун-та. 1955. Т. 115. Кн. 1. С. 3—304.

Миркин Б. М., Гареева Л. М. О флористическом понимании лугового типа растительности // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 6. С. 38—50.

Работнов Т. А. Что считать лугом? // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 1. С. 35—43.

Работнов Т. А. Луговедение. М., 1974. 318 с.

Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск, 1958. 400 с.

Сабардина Г. С. Луговая растительность Латвийской ССР. Рига, 1957. 304 с.

Сапегин Л. М. Синтаксономия луговой растительности пойм белорусского Полесья. 3. Союз Magnocaricion. Деп. в ВИНИТИ. 1986. 44 с.

Смагин В. А. Растительность низинных осоковых болот севера Европейской России (в пределах таежной зоны) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 4. С. 104—115.

Смирнова А. Д., Гаревская М. А. О типах лугов поймы реки Сережи // Уч. зап. Горьков. ун-та. 1974. Т. 157. С. 19—29.

Сторожева М. М. Луга речных долин Ивдельского Урала // Тр. инст. биол. УФ АН. 1962. Вып. 28. С. 3—37.

Стром А. В. Классификация остроосоковых и дернистощучковых лугов северо-запада европейской части России // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 77—83.

Сцепановіч І. М. Эколага-фларыстычны дыягназ сінтаксонаў прыроднай травяністай расліннасці Беларусі. Міінск, 2000. 140 с.

Туганаев В. В., Хазиахметов Р. М., Миркин Б. М. Материалы к классификации луговой растительности европейской части СССР. IV. Флористическая классификация растительности лугов пойм рек Удмуртии. Деп. в ВИНИТИ. 1986. 67 с.

Турубанова Л. П. Сообщества поймы р. Вычегды. Кл. Molinio—Arrhenatheretea // Классификация растительности СССР. М., 1986. С. 69—79.

Федотов Ю. П. Болота заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского полесья. Брянск, 1999. 107 с.

Чемерис Е. В., Бобров А. А. Сообщества Phalaroides arundinacea верховий и долин малых рек Верхнего Поволжья // Растительность России. 2002. № 3. С. 77—82.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шенников А. П. Материковые и озерные луга Олонецкой губернии // Мат. по орг. и культуре кормовой площади. 1914. Вып. 9. 87 с.

Шенников А. П. Волжские луга Средне-Волжской области. Л., 1930. 386 с.

Шенников А. П. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. 1938. Т. 1. С. 429—647.

Шенников А. П. Луговедение. Л., 1941. 505 с.

Ahlmer W. Die Donau-Auen bei Ostenhofen // Hoppea. 1989. Vol. 47. S. 403—503.

Balátová-Tuláčková E. Die Sumpf- und Wiesenpflanzengesellschaften der Mineralböden südlich des Zábřeh bei Hlučín // Vegetatio. 1965. Vol. 13. N 1. S. 1—51.

Balátová-Tuláčková E. Synökologische Characteristik der südmährischen Überschwemmungswiesen // Rozpr. Českosl. Akad. Věd. Ř. Mat. a přír. Věd. 1966. T. 76. N 1. 41 S.

Balátová-Tuláčková E. Die Nass- und Feuchtwiesen Nordwest-Böhmens mit besondere Berichtsichtigund der Magnocaricetalia-Gesellschaften // Rozp. Českoslov. Akad. Věd. R. mat. a přír. Věd. 1978. T. 88. N 3. 112 S.

Balátová-Tuláčková E. Übersicht der Vegetationseinheiten der Wiesen im Naturschutzgebiet Ždarské vrcny // Preslia. 1980. Vol. 52. N 4. S. 311—331.

Balátová-Tuláčková E. Phytozönologosche und synökologische Charakteristik der Feuchtwiesen NW-Böhmens // Rozp. Českoslov. Akad. Věd. R. mat. a přír. Věd. 1981. T. 91. N 2. 90 S.

Balátová-Tuláčková E., Hubl E. Feuchtwiesen- und Hochstaudengesellschaften in den nordöstlichen Alpen von Niederösterreich, Oberösterreich und Steiermark // Angewandte Pflanzensoziologie. 1985. Bd 29. S. 1—46.

Balátová-Tuláčková E., Kontrišová O. Quell-, Wiesen- und Hochstauden-Gesellschaften der Ordnung Molinietalia im Landschaftsschutzgebiet und Biosphärenreservat Pol'ana (Zentral Slowakei) // Tuexenia. 1999. Vol. 19. S. 351—392.

Baryla R. Zbiorowiska roślinne w dolinie rzeki Giełczwi i Radomirki // Ann. Univ. Marie Curie-Składowska. E. 1970. Vol. 25. S. 167—186.
Blažková D. Zu den phytozönologischen Problemen der Assoziation Caricetum gracilis // Folia geobot. et phytotax. 1971. Vol. 6. N 1.S. 43—80.
Blažková D. Pflanzensoziologische Studie über die Wiesen der Südböhmischen Becken // Studie ČSAV. 1973. Č. 10. 170 S.
Denisiuk Z. Wstęp do badan nad zbiorowiskami łąkowymi w dolinie Warty // Prace z zakresu nauk rolnichnych. 1967. Vol. 23. N 1. S. 3—35.
Denisiuk Z. Łąki turzycowe Wielkopolski (klasa Phragmitetea) // Studia naturae. Ser. A. 1980. N 20. 140 S.
Dierssen K., Dierssen B. Vegetation und Flora der Schwarzwaldmoore. Karsruhe. 1984. 512 S.
Fiałkowski D., Mucha T., Polski A. Stosunki geobotaniczne rezerwatu Szkiarnia // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. 1990. Vol. 45. S. 169—196.
Galunder R. Floristische und vegetationskundliche Untersuchungen der Talsperren des Oberbergisches Kreises unter Berücksichtigung ihrer Standortverhältnisse // Decheniana. 1988. Vol. 141. S. 58—85.
Goodall D. W. Objective methods for the classification of vegetation. I. The use of positive interspecific correlation // Australian J. Bot. 1953. Vol. 1. N 1. P. 39—63.
Götz S., Riegel G. Die Vegetation der Bachtäler im Einzugbereich der Ilz im Bayerischen Wald // Hoppea. 1989. Vol. 47. S. 257—331.
Grzelak M., Kaczmarek Z. Zespól szuwaru mozgowego Phalaridetum arundinaceae nad kanałem Orłowskim // Prace komisji nauk roln. i komisji nauk leśnych. 2004. T. 97. S. 161—169.
Herezniak J. Zbiorowiska roślinne doliny Widawki // Monogr. Bot. 1972. Vol. 35. S. 3—160.
Hundt R. Die Bergwiesen des Harzes, Thüringer Waldes und Erzgebierges // Pflanzensoziologie. 1964. Bd 14. 284 s.
Izdebska M. Zbiorowiska roślinne górnego odcinka doliny Wieprza // Fragm. flor. et geobot. 1969. Vol. 15. N 3. S. 283—332.
Jahn R. Vegetation feuchter Talgründe bei Rettenbach im Falkensteiner Vorwald // Hoppea. 1989. Vol. 47. S. 333—401.
Kovács M., Mathe I. Die Vegetation des Inundationsgebietes der Ipoly // Acta bot. Acad. Sci. Hungaricae. 1967. T. 13. Fasc. 1—2. S. 133—168.
Kovař P. The grassland communities of the southeastern basin the Labe river // Folia geobot. et phytotax. 1981. Vol. 6. N 1. P. 1—43.
Kraska M. Zbiorowiska szuwarowe ze związku Magnocaricion w Słowińskim Parku narodowym // Badan. fizjograf. nad Polską zachod. Ser. B. Bot. 1979. S. 7—51.
Krzywanski D. Zbiorowiska roślinne starorzeczy środkowej Wartu // Monogr. Bot. 1974. Vol. 43. 80 S.
Lindhard Ch. Die Vegetation der Moore und Triften der Wegscheider Hochfläche (Bayerischer Wald) // Hoppea. 2002. Bd 63. S. 5—160.
Mat'ašova Z. Rastlinne spoločenstvá mezofilných lúk a pasienkov pravobrežnejdepresie rieky Latorice // Biologia (Bratislava) 1987. T. 42. N 5. S. 509—518.
Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa, 1984. 298 s.
Mierwald U. Die Vegetation der Kleingewässer landwirtschaftlich genutzter Flächen // Mitt. Arbeitsgem. Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg, 1988. Hf. 39. 286 S.
Moor M. Pflanzengesellschaften schweizerischen Flußauen // Mitt. Schweizer. Anstalt forstl. Versuchwesen. 1958. Bd 34. Hf. 4. S. 221—360.
Nigge K. Nährstoffarme Feuchtgebiete im Südwesten der Westfälischen Bucht—Vegetation und Naturschutzsituation // Abn. Westfälischen Museum Naturkunde. 1988. Bd 50. Hf. 2. 90 S.
Pałczyński A. Bagna Jaćwieskie (pradolina Biebrzy).Warszawa, 1975. 232 s.
Passarge H. Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes I. // Pflanzensoziologie. 1964. Bd 13. 324 S.
Reif A., Baumgartl Th., Breitenbach I. Die Pflanzengesellschaften des Grünlandes zwieschen Mauth und Finsterau (Hinteren Bayerischen Wald) // Hoppea. 1989. Vol. 47. S. 149—256.
Ružickova H. Rastlinné spoločenstvá lúk a slatín v povodi Čiernej vody // Biol. Prace. 1971. Vol. 17. N 7. 132 S.
Rybniček K. Die Vegetation der Moore im südlichen Teil der Böhmisch-Mährischen Hohe. Vegetace ČSSR. Vol. 6. Praha, 1974. 243 S.
Rybniček K., Balátová-Tuláčková E., Neuhäusl R. Přehled rostlinných společenstev rašeliništ' a mokřadnich luk Československa // Studie ČSAV. 1984. Vol. 8. 123 S.
Schrautzer J. Pflanzensoziologische und standörtliche Charakteristik von Seggenriedern und Feuchtwiesen in Schleswig-Holstein und Hamburg,1988. Hf. 38. 190 S.
Shelyag-Sosonko Yu. R., Sipailova L. M., Solomakha V. A., Mirkin B. M. Meadow vegetation of the Desna floodplain // Folia geobot. et phytotax. 1987. Vol. 22. N 2. P. 113—169.

Špániková A. Rastlinne spoločenstva radu Molinietalia na Slovensku // Acta bot. Slovaka. Ser. A. 1983. Vol. 7. 144 S.

Steiner G. M. Österreichischer Moorschutzkatalog. Wien, 1992. 509 S.

Tomaszewicz H., Kłosowski S. Roślinność wodna I szuwarowa jezior Pojezierza Sejneńskiego // Monogr. Bot. 1985. Vol. 67. S. 69—140.

Załuski T. Ważnejsze zbiorowiska roślinne doliny Żegliny // Acta Univ. Lodziensis. Ser. 2. 1976. N 2. S. 153—188.

SUMMARY

For the purpose of more precise definition of boundary between wet meadows and fens, the floristic composition of communities with dominance of *Carex vulpina*, *C. cespitosa*, *C. nigra*, *C. acuta*, *Calamagrostis canescens*, *C. neglecta* and *Phalaroides arundinacea* was analyzed. The characteristic species combinations were the basis for comparison of syntaxons. Communities types of *Carex vulpina* and *Phalaroides arundinacea* were included in meadow vegetation type. The communities with dominance of *Carex cespitosa* and *C. nigra* are on the boundary between meadows and fens. The associations of these species are necessary to subdivide into two parts. One of them is to be included in meadow vegetation type and the other in fens. Caricetum gracilis, Peucedano—Calamagrostidetum canescentis and Calamagrostidetum neglectae are associations of fens.

УДК 6.33.2./.5.03 : 581.9 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 8

© К. А. Куркин

АНАЛИЗ ПРОВОКАЦИОННЫХ СИТУАЦИЙ ДЛЯ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ НА ЛУГАХ БАРАБИНСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

K. A. KURKIN. ANALYSIS OF PROVOCATIVE SITUATIONS FOR PERENNIAL HERBS IN MEADOWS OF BARABINSK FOREST-STEPPE

Дединовская опытная станция по пойменному луговодству ВНИИ кормов
140514 Московская обл., Луховицкий р-н, пос. Красная Пойма
Поступила 10.10.2005
Окончательный вариант получен 02.10.2006

Сущность провокационных ситуаций заключается во взаимодействии стимулирующих и летально-повреждающих факторов: первые — провоцируют активность меристем (спящих почек, конусов роста), рост молодых побегов и особей, а вторые — их уничтожают. Поэтому «спровоцированные» виды изреживаются или даже полностью погибают. Виды, «уклоняющиеся» от провоцирующих воздействий или не подверженные повреждающим воздействиям, при этом разрастаются. Рассматриваемые провокационные ситуации являются климатогенными. Исключение составляет ситуация 1953 г., в которой провоцирующий фактор климатогенный, а повреждающий — зоогенный (саранчовые).

Ключевые слова: провокационная ситуация, стимулирующие и летально-повреждающие воздействия.

Современная экология при изучении реакций растений на внешние воздействия концентрирует внимание на изменениях, происходящих на клеточном и молекулярном уровнях, оставляя без рассмотрения изменения на уровне растения как целого. Между тем во многих случаях именно эти изменения определяют «судьбу» растений. Уже давно установлено наличие такого механизма саморегуляции, при котором основная масса пластических веществ транслоцируется в те части и органы, которые «не справляются со своими функциями» (Куперман, 1969; Титлянова, 1977; Куркин, 1980, 1983, 1988в, и др.). Так, при затенении тормозится рост корневой системы и стимулируется рост надземных органов. При этом светолюбивые ви-

ды на затенение реагируют по типу этиоляции, при которой стимулируется рост стеблей и черешков за счет редукции листовых пластинок. Это приносит растениям пользу, если им удается вынести листья в условия хорошего освещения. В противном случае они гибнут вследствие полного исчерпания запасов пластических веществ (Куркин, 1966, 1976, 1996а).

Экология растений, выделяя прямодействующие экологические факторы, рассматривает воздействие каждого из них «в чистом виде», изолированно друг от друга, фактически игнорируя их взаимодействия. Неявным оправданием такого «монофакторного» подхода служат 2 закона: закон минимума и «закон» (правило) совокупного действия факторов.

Согласно Либиховскому закону минимума, в каждой экологической ситуации имеется фактор, находящийся в минимуме, который оказывает превалирующее воздействие на растительность, подавляя влияние всех прочих факторов. Однако применительно к луговым ценозам нами было показано, что этот закон реально действует, лишь если фактор находится в абсолютном минимуме. Во всех остальных случаях (т. е. при относительном минимуме фактора) влияние остальных факторов оказывается существенным (Куркин, 1996б).

Согласно «закону» совокупного действия факторов, интегральный эффект определяется всеми факторами, действующими независимо друг от друга. Однако этот «закон» неправомочен, поскольку выведен на основе изучения отдельных факторов с последующим суммированием их действия (Культиясов, 1982).

На основе анализа литературных данных Т. А. Работнов (1985) показал, что влияние уровня азотного питания на урожай луговых трав изменяется в зависимости от уровня их светового довольствия, температуры и водного питания, а уровень азотного питания, в свою очередь, влияет на отношение луговых трав к другим экологическим факторам.

Наши многолетние комплексные исследования динамики лугов показали, что действие того или иного фактора под влиянием взаимодействия с другими факторами может изменяться не только количественно, но и качественно: фактор, стимулирующий жизнедеятельность растений, может приводить их к гибели, а фактор повреждающий — иметь положительное последействие. Так внесение удобрений в сочетании с затенением может приводить к гибели растений вследствие отравления их нитратами, которые они поглощают, но не могут утилизировать (Куркин, 1966 и др.). Так атмосферная засуха для некоторых видов служит сигналом к переходу в состояние летнего полупокоя. «Уходя» от воздействия почвенной засухи, они разрастаются после ее окончания (Куркин, 1971, 1976, 2004).

Экология растений как наука первоначально ставила своей задачей изучение распределения растительности в зависимости от факторов среды. Однако в итоге было обнаружено, что связи эти являются функциональными лишь при резких различиях условий местообитания; при менее резких различиях связи становятся корреляционными, а при мелких различиях условий могут вообще не улавливаться (Василевич, 1983). На лугах одной из основных причин этого являются динамичность прямодействующих факторов и неоднозначность реакции на нее различных видов трав. Естественно, что это нарушает «четкость» распределения растительности по типам местообитания. Вместе с тем многолетние исследования динамики луговых ценозов в связи с динамикой комплекса основных факторов позволяют обнаружить такие кардинальные биоэкоморфологические особенности видов, которые при пространственном изучении не улавливаются. Особый интерес для изучения представляют случаи, при которых воздействия, стимулирующие жизнедеятельность луговых трав, в конечном итоге приводят к их гибели. Подобные си-

туации именуются нами провокационными (Куркин, 1976). Создаваемые резкими природными флуктуациями экологических факторов, они весьма характерны для лугов Барабинской лесостепи. Располагающаяся в обширном междуречье Оби и Иртыша, она геоморфологически представляет огромное плоскодонное блюдце с приподнятыми краями: Приобское плато — с востока и Иртышский вал — с запада. Это предопределяет ее почти полную бессточность.

Осадков в Барабинской лесостепи выпадает в 1.5 раза меньше, чем в лесостепи Русской равнины. При этом количество осадков по годам сильно варьирует: за год — от 600 до 180 мм, а за вегетационный период (май—сентябрь) — от 460 до 115 мм. Годы с однозначным отклонением от нормы обычно следуют один за другим. Так, после 4 лет обилия осадков (1946—1949 гг.) наступил 6-летний засушливый период (1950—1955 гг.), а за ним опять 4-летний период обилия осадков (табл. 1).

В многолетние засушливые периоды корнеобитаемый слой почвы на повышенных участках иссушается до мертвого запаса, а в многолетние периоды обилия осадков почвенно-грунтовые воды поднимаются к поверхности, затопляя понижения. Эти кардинальные флуктуации увлажнения и являются здесь климатогенной первоосновой провокационных ситуаций.

Наши стационарные исследования проводились с 1948 по 1959 г. на территории землепользования Убинской опытно-мелиоративной станции (Убинский р-н Новосибирской обл.). Для мониторинга было выделено более 40 эталонных участков, отражающих экологическое разнообразие лугов Барабинской лесостепи. Основу мониторинга на эталонных участках (пробных площадках) составляли ежегодные детальные геоботанические описания с определением по каждому компоненту фитоценозов целого ряда параметров. Из них в настоящей статье используются лишь 2 интегральных параметра: проективное покрытие и численное обилие.

Проективное покрытие оценивалось по Л. Г. Раменскому с использованием рекомендуемых им методических приемов для стационарных исследований (Раменский, 1937, 1971). Численное обилие оценивалось по детализированной нами шкале Уранова—Друде (Уранов, 1935; Куркин, 1976, 2004), градации которой оцениваются по среднему расстоянию между побегами, определяющему численность побегов на 100 м^2. Так, градации cop$_3$ соответствуют расстояние между побегами,

ТАБЛИЦА 1

Количество осадков (мм) по месяцам сезонов вегетации 1950—1958 гг. (по данным Убинской метеостанции)

Год	Месяц					
	май	июнь	июль	август	сентябрь	за сезон
1950	23	34	50	29	41	177
1951	10	42	42	25	13	132
1952	3	27	26	39	22	117
1953	18	132	59	54	22	286
1954	29	49	67	52	33	231
1955	8	2	28	34	56	128
1956	47	83	78	134	40	382
1957	49	72	115	80	0.0	317
1958						261
1959						317
Ср. многолетнее (норма)	29	51	68	55	31	252

равное 10 см, и численность побегов на 100 м² — 10 000. Остальные градации соответственно: cop_{2-3} — 20 см — 2500; cop_2 — 30 см — 1000; cop_{1-2} — 40 см — 500; cop_1 — 70 см — 200; ssp_1 — cop_1 — 100 см — 100; sp — 125 см — 65; sol-sp — 150 см — 35; sol — 200 см — 16; rr-sol — 10; rr — 4; un-rr — 2; un — 1.

Сопутствующие исследования на эталонных участках включали: послойные определения доступной растениям влаги в почве; определение содержания в почве и соке растений нитратного азота; измерения глубины залегания почвенно-грунтовых вод. Кроме того, в засуху 1951 г. на двух эталонах проводились наблюдения за состоянием заэтикетированных растений различных видов и синхронные определения послойного содержания в почве доступной растениям влаги.

В год массового размножения саранчовых (1953) на эталонах проводились учеты численности и видового состава нестадных саранчовых, также степени повреждения ими компонентов фитоценозов.

Анализ провокационных ситуаций

Ситуация 1951 г. Первый год 6-летнего засушливого периода (1950) был умеренно засушливым (за май—сентябрь выпало 177 мм осадков при норме 252 мм). Следующий (1951) год был в целом резко засушливым (132 мм). Особенно засушливым был май (10 мм осадков при норме 29 мм). Осадков практически не было и в июне, но в самом его конце выпало 35 мм осадков. Засушливым был и июль, но в самом конце и 1 августа выпало 20 мм осадков. Далее весь август был засушливым. Следующий (1952) год был еще более засушливым (117 мм осадков), поскольку засуха не прерывалась провокационным выпадением осадков.

Провокационная ситуация 1951 г. была изучена нами на эталонах двух лугов: солонечниково-коротконожкового и колосняково-типчакового.

Солонечниково-коротконожковый луг приурочен к луговой карбонатной слабо солонцевато-солончаковатой почве. В середине мая 1951 г. почва была еще хорошо увлажнена (табл. 2). К середине июня увлажнение почв существенно снизилось, причем особенно резко — в слое дернины (0—8 см). Выпавшие в конце июня осадки повысили содержание влаги в дернине (табл. 2). К концу июля влажность слоя 0—20 см снизилась почти до влажности завядания, а в сентябре весь корнеобитаемый слой был иссушен (табл. 2).

Уровень почвенно-грунтовых вод в засуху 1951 г. неуклонно снижался с 98 см 1 июня до 202 см 28 сентября.

ТАБЛИЦА 2

Динамика послойного содержания доступной растениям влаги в почве солонечниково-коротконожкового луга в течение сезона вегетации 1951 г. (в % от веса абсолютно сухой почвы)

Глубина, см	Дата						
	16 V	12 VI	30 VI	23 VII	16 VIII	3 IX	13 IX
0—8	53	3	43	5	15	0(−4)	0
8—20	26	9	10	0	6	0(−1)	0(−4)
20—40	12	10	14	5	1	2	0
40—60	н. д.	11	10	10	7	3	0
80—100	н. д.	н. д.	н. д.	н. д.	н. д.	н. д.	0

Примечание. Отрицательные числа в скобках показывают, на сколько весовых процентов влажность ниже влажности завядания; н. д. — нет данных.

Реакция компонентов солонечниково-коротконожкового ценоза в 1951 г. на флуктуации увлажнения была неоднозначной. *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. в мае признаков усыхания не имел, но в июне у его побегов усохли верхние листья и конусы роста, а затем и побеги в целом (табл. 3). Выпадение осадков провоцировало появление новых побегов, которые в августе также подверглись «запалу» и погибли (табл. 3). Следствием гибели двух генераций побегов явилось катастрофически резкое уменьшение численного обилия побегов в следующем (1952) г. (табл. 4). Аналогично реагировали *Inula salicina* L. и *Plantago media* L. Но у побегов *Inula salicina* гибель верхушечного конуса роста «пробудила» почки в пазухах листьев, превратившихся в боковые ветви «обезглавленных» побегов (табл. 3).

У глубокоукореняющихся злаков (*Calamagrostis epigeios* Roth и *Leymus paboanus* (Claus) Pilg.) в течение всей засухи 1951 г. признаки усыхания побегов отсутствовали, а на кратковременное увлажнение дернины они не реагировали (табл. 3).

У третьей группы видов (*Galatella biflora* Nees, *Carex praecox* Schreb., *Achillea millefolium* L., *Artemisia laciniata* Willd.) при наступлении почвенной засухи усыхали нижние листья, тогда как верхние листья сохраняли жизнеспособность и после выпадения осадков возобновляли рост (табл. 3). Особенно наглядно это проявлялось у *Galatella biflora*, у которой при наступлении почвенной засухи усыхали и опадали сначала нижние, а затем и средние листья, «оголяя» нижние части стеблей (табл. 3). Виды этой группы в 1952 г. не снизили численное обилие своих побегов (табл. 4).

Эталон колосняково-типчакового луга приурочен к высокостолбчатому солонцу с мощностью надстолбчатого горизонта 3 см. Здесь иссушение верхних горизонтов шло быстрее и было более интенсивным, чем на предыдущем объекте (табл. 5). При этом между столбами столбчатого горизонта образовались широкие трещины, по которым влага осадков «проваливалась» в нижележащие горизонты (табл. 5). В этих условиях глубокоукореняющиеся виды (*Leymus paboanus*, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Limonium gmelini* (Willd.) Kuntze) визуально не реагировали на флуктуации увлажнения почвы, а у остальных видов при иссушении верхних горизонтов почвы усыхали нижние листья побегов, но конусы их роста сохраняли жизнеспособность (табл. 6). В засуху следующего, 1952 г. *Galatella biflora*, *Carex praecox*, *Achillea millefolium* и *Festuca sulcata* (Hack.) Nym., а также глубокоукореняющиеся виды сохранили свое численное обилие, а менее засухоустойчивые *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, *Poa angustifolia* L. и *Artemisia laciniata* его заметно снизили (табл. 7).

Ситуация 1953 г. Майские атмосферные засухи 1951 и 1952 гг. благоприятствовали дружному отрождению автохтонных нестадных саранчовых, но летнее выгорание травостоев лимитировало их численность (Куркин, Стебаев, 1959). В 1953 г. условия для размножения саранчовых оказались оптимальными: майская атмосферная засуха при практическом отсутствии заморозков способствовала дружному и полному их отрождению, а обильные осадки в июне (табл. 1), провоцируя побегообразование трав, обеспечили отродившихся саранчовых обильным и сочным кормом. В этих условиях к началу августа численность саранчовых на лугах составляла сотни особей на 1 м². При этом преобладали Chorthippus longicornis Latr. (конек короткокрылый), C. biguttulis L. (конек изменчивый) и C. albomarginatus De/C (кобылка белополосая). В 1954 г. крайне холодный май (6 °С при норме 12 °С) был неблагоприятен для отрождения саранчовых — их численность на лугах снизилась в среднем до 10 экз. на 1 м². В 1955 г. губительными для отрождения саранчовых оказались сильные заморозки в конце мая. В последующие годы, при обилии осадков, численность саранчовых не превышала 1 особи на 1 м².

ТАБЛИЦА 3

Реакция видов солонечниково-коротконожкового луга на флуктуации увлажнения в течение засухи 1951 г.

Вид	29 V	17 VI	8 VII	7 VIII	20 IX
Brachypodium pinnatum	Признаков усыхания нет	«Запал» конусов роста — гибель побегов	Появление новых побегов	У всех побегов погибли верхние листья и конусы роста	Почти полное усыхание
Calamagrostis epigeios	То же	Без изменений	Без изменений	Без изменений	Без изменений
Leymus paboanus	» »	» »	» »	» »	» »
Carex praecox	Пожелтение окончаний листьев	Пожелтение нижних листьев	Усыхание нижних листьев, единично — гибель побегов	Без изменений, единично — появление новых побегов	Листья зеленые лишь у основания
Achillea millefolium	Усыхание окончаний листьев	Увядание и скручивание листьев	Усыхание нижних листьев, у части розеток засохли все листья	Почти полное усыхание	Без изменений
Artemisia laciniata	Признаков усыхания нет	Без изменений	Увядание листьев	Усыхание листьев	У основания засохших побегов — зачатки новых
Galatella biflora	То же	Усыхание нижних и увядание средних листьев	Увядание окончаний у листьев	Средние листья усыхают, верхние — зеленые	Почти полное усыхание
Inula salicina	» »	Конусы роста уничтожены тлями	Верхушечные листья засохли, средние и нижние — увядают и засыхают	Появление карликовых побегов в пазухах усохших листьев	То же
Plantago media	» »	Полное усыхание розеток	Оживление усохших розеток	Появление молодых побегов и цветоносов	Усыхание появившихся побегов и цветоносов

ТАБЛИЦА 4

Динамика изменения солонечниково-коротконожкового луга в период с 1951 по 1956 г.

Вид	Год					
	1951	1952	1953	1954	1955	1956
Высота травостоя, см	10	18	25	26	16	25
Покрытие травостоя, %	35	37	35	68	11	52
Brachypodium pinnatum	cop$_3$ / 10	sol / —	sol / —	sol-sp / —	— / —	— / —
Calamagrostis epigeios	cop$_{2-3}$ / 2.5	cop$_{2-3}$ / 1	cop$_{2-3}$ / 3	cop$_3$ / 5	cop$_3$ / 0.7	cop$_3$ / 2.5
Leymus paboanus	cop$_{2-3}$ / 1.5	cop$_3$ / 15	cop$_3$ / 4	cop$_3$ / 4	cop$_{2-3}$ / 2.5	cop$_3$ / 13
Festuca rubra	cop$_3$ / 7	cop$_{1-2}$ / —	un / —	— / —	— / —	— / —
Carex praecox	cop$_{2-3}$ / —	cop$_{2-3}$ / —	cop$_{2-3}$ / —	cop$_3$ / 2.5	cop$_1$ / —	cop$_3$ / 2.5
Achillea millefolium	cop$_2$ / 0.5	cop$_2$ / —	cop$_2$ / 0.5	cop$_2$ / 1	sp-cop$_1$ / —	cop$_1$ / 0.4
Artemisia laciniata	cop$_{2-3}$ / 3	cop$_3$ / 2	cop$_{2-3}$ / 10	cop$_2$ + cop$_3$ (юв) / 3	cop$_2$ / 2	cop$_{2-3}$ / 2.5
Galatella biflora	cop$_{2-3}$ / 10	cop$_{2-3}$ / 10	cop$_3$ / 15	cop$_3$ + cop$_3$ (юв) / 55	cop$_{2-3}$ / 3.5	cop$_3$ / 30
Inula salicina	cop$_{1-2}$ / —	sol-sp / —	sol-sp / —	sol-sp / —	rr-sol / —	rr-sol / —
Plantago media	sol / —	un / —	un / —	rr / —	— / —	rr-sol / —

Примечание. Здесь и в табл. 7: в числителе — численное обилие (по шкале Уранова-Друде), а в знаменателе — проективное покрытие (%); юв — ювенильные особи.

Основными кормовыми растениями для сибирских нестадных саранчовых являются злаки. Засушливой весной 1953 г. отродившиеся саранчовые первоначально повреждали уже отросшие побеги злаков. При этом предпочтение они отдавали узколистным злакам, а из широколистных — видам с более нежными листьями (*Bromópsis inermis* (Leyss.) Holub., *Hordeum brevisubulatum*, *Elytrigia repens* (L.)

ТАБЛИЦА 5

Динамика послойного содержания доступной растениям влаги в почве колосняково-типчакового луга в течение сезона вегетации 1951 г. (в % от веса абсолютно сухой массы)

Глубина, см	Дата						
	15 V	12 VI	30 VI	23 VII	16 VIII	3 IX	13 IX
0—3	9	0(−8)	38	0(−6)	0(—0.5)	0(−5.5)	0
3—17	25	5	3	0.5	3	0(−3)	0
17—30	14	13	5.5	5.5	8	0(−1)	0
30—45	18	н. д.	14	10	10	н. д.	1
45—60	н. д.	17	12	11	н. д.	2	0.5

Примечание. Отрицательные числа в скобках показывают, на сколько весовых процентов влажность ниже влажности завядания; н. д. — нет данных.

ТАБЛИЦА 6

Реакция видов колосняково-типчакового луга на флуктуации увлажнения в течение засухи 1951 г.

Вид	18 V	17 VI	9 VII	14 VIII	20 IX
Leymus paboanus	Признаков усыхания нет	У части побегов пожелтение окончаний листьев	Признаков усыхания нет	Увядание побегов	Нижние листья побегов свернулись и засыхают
Festuca sulcata	То же	Листья наполовину усохли (зеленые дишь основания)	Полное «выгорание» листовых пластинок	Отросшие верхушечные листья приобрели синевато-сизоватую окраску	Без существенных изменений
Hordeum brevisubulatum	» »	Увядание листьев	Подсыхание листьев	Побеги имеют лишь по одному зеленому листу	То же
Phragmites australis	» »	Признаков усыхания нет	Признаков усыхания нет	Признаков усыхания нет	Побеги засохли
Poa angustifolia	» »	Усыхание листьев	Без существенных изменений	У побегов нижние листья сухие, а верхние, отросшие — зеленые	Без существенных изменений
Carex praecox	» »	Листья вдоль свернуты, окончания их засыхают	То же	То же	Листья почти засохли, но у основания зеленые
Achillea millefolium	» »	У розеток нижние листья засохли, верхние — увядают	Листья розеток свертываются (засохли)	Появление в розетках новых молодых зеленых листьев	Увядание появившихся листьев
Artemisia laciniata	» »	Усыхание нижних листьев	Полное усыхание нижних листьев и легкое увядание верхних листьев	Без существенных изменений	Без существенных изменений
Galatella biflora	» »	У побегов 2—4 нижних листа засохли, остальные (22—26) — увядают	Увядание и скручивание листьев	Нижняя половина стеблей голая вследствие опадения листьев	Лишь у части побегов верхушечные листья еще живы, остальные побеги засохли полностью
Limonium gmelini	» »	Признаков усыхания нет	Признаков усыхания нет	Признаков усыхания нет	Листья желто-красные, но у основания — зеленые

ТАБЛИЦА 7

Динамика численного обилия и проективного покрытия видов колосняково-типчакового луга в период с 1951 по 1956 г.

Вид	Год					
	1951	1952	1953	1954	1955	1956
Высота травостоя, см	8	16	10	16	9.5	13
Покрытие травостоя, %	45	10	17	61	14	58
Leymus paboanus	cop_3 / 15	cop_3 / 4	cop_3 / 8	cop_3 / 8	cop_3 / 10	cop_3 / 22.5
Festuca sulcata	cop_3 / 12.5	cop_3 / 4	cop_3 / 5	cop_3 / 20	cop_3 / 3.5	cop_3 / 32.5
Hordeum brevisubulatum	cop_{2-3} / —	sol / —	sol / —	sp / —	cop_1 / —	cop_{1-2} / —
Phragmites australis	sol / —	sp / —	— / —	sol-sp / —	— / —	— / —
Poa angustifolia	cop_{1-2} / —	sp-cop_1 / —	— / —	cop_{2-3} / —	sol / —	cop_1 / —
Carex praecox	cop_2 / 5	cop_2 / —	cop_{2-3} / 21	cop_3 / 17	— / —	— / —
Achillea millefolium	cop_{2-3} / 1	cop_3 / —	cop_2 / —	cop_{2-3} / 3	sol-sp / —	cop_1 / 0.2
Artemisia laciniata	sp-cop_1 / 0.5	rr / —	sol / —	sp-cop_1 / —	— / —	sol / —
Galatella biflora	cop_2 / 1	cop_{2-3} / 1	cop_{2-3} / 1	cop_{2-3} / 3	sol-sp / —	sol-sp / —
Limonium gmelini	rr / —	rr / —	rr / —	rr / —	sp / 0.1	sp / —
Veronica spicata	cop_{2-3} / 5	cop_{2-3} / 0.7	cop_{2-3} / 1	cop_3 / 3	— / —	sp / —

Nevski). Грубoлистные злаки (*Calamagrostis epigeios*, *Leymus paboanus*, *Phragmites australis*), а также осоковые и бобовые повреждались в меньшей степени. Разнотравье (за исключением *Iris ruthenica* Ker-Gawl. и *Plantago media*) саранчовыми не повреждалось (Куркин, Стебаев, 1959). Выпавшие в июне осадки провоцировали появление новых побегов у мезофильных злаков и *Calamagrostis epigeios*, которые полностью поедались саранчовыми по мере их появления. Это провоцировало отрастание у данных видов новых, «аварийных», побегов, также уничтожаемых саранчовыми. Результатом этого явилось резкое снижение проективного покрытия злаков в следующем (1954) г., в целом благоприятном для роста трав, по сравнению с засушливым 1952 г.: на вейниково-коротконожково-разнотравном лугу — в 40 раз, на вейниково-солонечниково-девясиловом — в 3 раза (табл. 8). Сам *Calamagrostis epigeios* при этом уменьшил свое проективное покрытие более чем в 3 раза (табл. 9). Напротив, на колосняково-типчаковом лугу проективное покрытие злаков за тот же срок возросло в 2 раза (табл. 8), а самого *Festuca sulcata* — в 5 раз (табл. 9). Разнотравье, не повреждаемое саранчовыми, почти на всех типах лугов за тот же срок увеличило свое проективное покрытие в несколько раз (табл. 8). Исключение составил лишь колосняково-типчаковый луг (табл. 8).

Ситуация 1954—1955 гг. Благоприятные условия произрастания в 1954 г. оказались для трав провокационными, поскольку весной следующего (1955) года

ТАБЛИЦА 8

Динамика суммарного проективного покрытия (%) злаков (числитель) и разнотравья (знаменатель) в травостоях различных типов лугов в период с 1951 по 1956 г.

Тип луга	Год					
	1951	1952	1953	1954	1955	1956
	Остепненно-солонцовые луга					
Колосняково-мелкоразнотравно-типчаковый	н. д.	4.5/13	5/38	11/57	7/6	34/13
Колосняково-типчаковый	28/12	13/2	13/2	28/9	14/0.6	56/0.5
	Настоящие луга					
Коротконожково-вейниково-разнотравный	н. д.	4/13	1/49	0.1/46	0.1/22	н. д.
Колосняково-вейниково-солонечниковый (б. коротконожковый)	21/14	16/12	7/26	9/60	3/7	16/34
Вейниково-солонечниково-девясиловый	17/14	21/16	5/20	7/62	6/30	7/49
Бывшие красноовсяницевые (ср. данные)	42/27	7/31	2/39	2/49	4/32	13/48

Примечание. н. д. — нет данных.

наступила жесточайшая засуха: в мае и июне осадков практически не было (табл. 1). От этого наиболее пострадали виды, интенсивно разраставшиеся в предыдущем (1954) г. Так, разнотравье, разросшееся в 1954 г., «пострадало» от этой засухи сильнее, чем злаки (табл. 8).

Степень изреживания одних и тех же видов на различных почвах была различной. Так, на луговой карбонатной почве (колосняково-солонечниковый луг — бывший солонечниково-коротконожковый) *Galatella biflora*, *Achillea millefolium* и *Artemisia laciniata* от засухи «пострадали» мало, а *Carex praecox* вообще не пострадал (табл. 4). В отличие от этого на высокостолбчатом солонце (колосняково-типчаковый луг) действие засухи 1955 г. на эти виды было катастрофическим: у *Galatella biflora*, *Achillea millefolium* и *Artemisia laciniata* «уцелели» лишь единичные особи, а *Carex praecox*, особо интенсивно разраставшийся в 1954 г., погиб полностью (табл. 7). Однако для *Festuca sulcata* и *Leymus paboanus* последействие засухи 1955 г. здесь было не отрицательным, а положительным (табл. 7).

Ситуация 1956—1958 гг. (в понижениях лиманного типа). На одном из эталонных участков данного типа до многолетней засухи был сомкнутый одновидовой ценоз *Alopecurus arundinaceus* Poirr. В годы засухи этот вид перешел в состоя-

ТАБЛИЦА 9

Динамика проективного покрытия (%) *Calamagrostis epigeios* и *Festuca sulcata* в 1952—1954 гг.

Год	*Calamagrostis epigeios* (вейниково-солонечниково-девясиловый луг)	*Festuca sulcata* (колосняково-типчаковый луг)
1952	20	4
1953	5	5
1954	6	20

ТАБЛИЦА 10

Динамика ускоренной демутации незамечаемовейниково-тростниковиднолисохвостового ценоза в период с 1955 по 1958 г.

Вид	Год			
	1955	1956	1957	1958
Высота травостоя, см	15	20	40	67
Проективное покрытие травостоя, %	55	60	74	81
	Проективное покрытие видов, %			
Alopecurus arundinaceus	7	15	27.5	60
Calamagrostis neglecta	4	5	9	20
Hordeum brevisubulatum	cop_1	4	11	4
Puccinellia dolicholepis	2	4	0.5	sol
Scolochloa festucacea	0.5	0.1	sol	rr-sol
Plantago cornuti	5	5	12	5
Sonchus arvensis	0.5	0.5	17	sol
Taraxacum bessarabicum	30	17.4	2	—
Odontites vulgaris	10	10	sol	—

ние многолетнего полупокоя (Куркин, 1971), что провоцировало инвазию нитратофильной *Saussurea amara* (L.) DC. В годы обилия осадков *Alopecurus arundinaceus* вновь создал сомкнутый травостой, что привело к элиминации *Saussurea amara*.

Более сложной оказалась провокационная ситуация на другом эталонном участке, где до многолетней засухи (в 1948 г.) был тростянково-незамечаемовейниково-тростниковиднолисохвостовый ценоз (почва иловатая болотно-солончаковая). Засуха 1951 и 1952 гг., катастрофически изредив травостой гидрофильных злаков, спровоцировала здесь инвазию однолетних и многолетних эксплерентов (*Atriplex littoralis* Litw., *Odontites vulgaris* Moench, *Plantago cornuti* Gouan, *Sonchus arvensis* L.).

Alopecurus arundinaceus и *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., перейдя в состояние многолетнего полупокоя, избежали воздействия провокационной ситуации 1953 г. Напротив, *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link была спровоцирована осадками июня 1953 г., отросла и подверглась повреждению как саранчовыми, так и полупаразитом *Odontites vulgaris*. В 1954 г. на месте погибших куртин *Scolochlos* появились скопления ювенильных розеток *Taraxacum bessarabicum* (Fisch.) Hand-Mazz. В засуху 1955 г. он получил преобладание в разреженном травостое (табл. 10). В обильном осадками 1956 г. *Alopecurus* и *Calamagrostis* начали отрастать, *Taraxacum* — изреживаться (табл. 10). В 1957 г. под еще не густым злаковым пологом светолюбивые *Taraxacum* и *Odontites* катастрофически изредились, а их место заняли *Plantago* и *Sonchus*. При этом *Sonchus* был явно этиолирован. В 1958 г., оказавшись под сомкнутым злаковым пологом, *Sonchus* выпал из травостоя (табл. 10).

Заключение

Сущность провокационных ситуаций заключается во взаимодействии стимулирующих и летально-повреждающих факторов: первые — провоцируют активность меристем (спящих почек, точек роста), рост молодых побегов и особей, а вторые — их уничтожают. Поэтому «спровоцированные» виды катастрофически изрежива-

ются. Виды, «уклоняющиеся» от провоцирующих воздействий, и виды, не подверженные негативным воздействиям, при этом разрастаются, получая преобладание в ценозах. В связи с этим провокационные ситуации могут скачкообразно ускорять сукцессии (например, превращение бывшего коротконожкового луга в колосняково-солонечниковый) и демутацию исходных ценозов (например, тростниковидно-лисохвостовых).

Рассмотренные провокационные ситуации являются климатогенными. Исключение составляет ситуация 1953 г., в которой провоцирующим является климатогенный фактор (обилие осадков в июне), а повреждающим — зоогенный (саранчовые).

Анализ цепи природных провокационных ситуаций позволяет выявить лишь их результаты, но не их экологические «механизмы». Для выявления последних необходимы экспериментальные исследования (опыты), включающие варианты с различными дозами провоцирующих воздействий («при прочих равных условиях») и комплекс сопутствующих наблюдений, учетов, анализов, направленных на выявление искомых механизмов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 247 с.

Культиясов И. М. Экология растений. М., 1982. 381 с.

Куперман И. А. К построению принципиальной схемы саморегуляции темпов накопления биомассы у наземных растений // Рост, развитие и устойчивость растений. Ч. 2. Новосибирск, 1969. С. 30—35.

Куркин К. А. Факторы замкнутости луговых биогеоценозов // Естественные кормовые угодья СССР. М., 1966. С. 98—116.

Куркин К. А. Летний и многолетний покой травянистых многолетников Барабинской лесостепи // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 11. С. 1564—1581.

Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976. 284 с.

Куркин К. А. Параметры биогеоценозов и системный подход к их определению // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 3. С. 40—56.

Куркин К. А. Системное конструирование луговых травосмесей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 4. С. 3—15.

Куркин К. А. Системный подход к программированию продуктивности надземной массы луговых фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 2. С. 99—112.

Куркин К. А. Опыт мониторинга пойменных лугов. Зависимость динамики антропогенных изменений растительности от устойчивости исходных эдификаторных синузий // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996а. Т. 101. Вып. 1. С. 74—87.

Куркин К. А. Закон минимума и факторы, лимитирующие продуктивность луговых фитоценозов // Экология. 1996б. № 5. С. 341—344.

Куркин К. А. Оценка засухоустойчивости травянистых многолетников в Барабинской лесостепи и Окской пойме // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 4. С. 538—551.

Куркин К. А., Стебаев И. В. Вспышка массового размножения нестадных саранчовых в Барабе и ее влияние на луговую растительность // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64. Вып. 1. С. 51—60.

Работнов Т. А. Экология луговых трав. М., 1985. 176 с.

Раменский Л. Г. Учет и описание растительности (на основе проективного метода). М., 1937. 100 с.

Раменский Л. Г. Избранные работы. Л., 1971. 334 с.

Титлянова А. А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск, 1977. 221 с.

Уранов А. А. О методе Друде // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 44. Вып. 1—2. С. 18—31.

SUMMARY

The essence of provocative situations is the relation of stimulating and lethal and injurious factors: the former enhance the growth of browses, draws and young plants and the latter destruct them. Thus «provoked» species are thinned out or perish. Species «evading» provocative effects or those

not subject to damaging impact, thrive. The provocative situations under study are climatogenic ones, except for the situation of 1953, where the provocative factor was of climatogenic nature and the injurious one — of zoogenic nature (locusts).

УДК 581.55

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 8

© В. С. Ипатов

ФИТОГЕННЫЕ ПОЛЯ ОДИНОЧНЫХ ДЕРЕВЬЕВ НЕКОТОРЫХ ПОРОД В ОДНОМ ЭКОТОПЕ

V. S. IPATOV. PHYTOGENIC AREAS OF SINGLE TREES OF SOME SPECIES IN THE SAME ECOTOPE

С.-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел./факс (812) 328-14-72
E-mail: ipatov@OP5241.spb.edu
Поступила 17.01.2007

Выявлена специфика влияния на травяной покров на лугу одиночных деревьев *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Ulmus glabra*, *Tilia cordata*, *Picea abies* в одном и том же экотопе.
Ключевые слова: фитогенное поле, деревья, луг, экотоп, биотоп.

А. А. Уранов определил понятие «фитогенное поле» как «часть пространства, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения» (1965 : 251). С фитоценологических позиций интерес представляет не вообще пространство с измененными свойствами среды, а пространство, в котором изменяются состав и структура растительности по сравнению с окружающим фоном. Понимая это, позже А. А. Уранов (1968) отметил, что практической границей поля можно считать пространство, где влияние растения не обнаруживается. Б. Н. Норин (1987) предложил именно эту часть пространства считать фитогенным полем растения. По-моему, отказываться от определения фитогенного поля, предложенного А. А. Урановым (1965), не следует, поскольку такое явление реально существует. Однако для фитоценолога удобно использовать понятие «фитоценополе» как часть фитогенного поля, в котором имеет место влияние источника фитогенного поля на состав и структуру растительности. Фитоценополя структурированы. В простом варианте можно выделить пристволовую зону, основную (срединную) в подкроновом пространстве и краевую. Наиболее полно проявляется эдификаторное влияние растения в основной части подкронового пространства. В настоящем исследовании главное внимание уделено последнему. Особенностью исследования является то, что проводится анализ разных видов одиночных растений в одном и том же экотопе.

Исследование проведено в подзоне южной тайги, на юге Псковской обл.

Материал и методика

На косимом лугу в 1984 г. были посажены поодаль друг от друга одиночные деревья *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth., *Ulmus glabra* Huds., *Tilia cordata* Mill., *Picea abies* (L.) Karst. Расстояние между *Pinus sylvestris*, *Ulmus glabra*, *Picea abies* примерно по 10 м, между *Betula pendula* и *Tilia cordata* — 2.5, между *Pinus sylvestris*

ТАБЛИЦА 1

Таксоционная характеристика деревьев

Порода	*P. s.*	*B. p.*	*U. g.*	*T. c.*	*P. a.*	*P. a.**
Возраст посадки, лет	22	22	22	22	22	22
Абсолютный возраст, лет	27	26	27	26	30	29
Высота *H*, м	14	17	13	11	14	15
Диаметр ствола *Д*, см	30	30	30	25	22	29
Высота до нижних ветвей *h*, см	100	180	110	90	35	160
Радиус крон *r*, см	260	240	230	260	230	90
Основное подкроновое пространство Δr, см	155	155	160	200	225	190
Площадь подкронового пространства (приблизительно) *S*, м^2	8—9	8—9	8—9	11—12	17—18	10—11

Примечание. Порода — здесь и табл. 2, 3: *P. s.* — *Pinus sylvestris*, *B. p.* — *Betula pendula*, *U. g.* — *Ulmus glabra*, *T. c.* — *Tilia cordata*, *P. a.* — *Picea abies*, *P. a.** — рядом с березой, радиус кроны в сторону березы.

и *Tilia cordata* — 9, между *Betula pendula* и *Tilia cordata* — 11.5 м. Таксационная характеристика деревьев приведена в табл. 1.

Поскольку деревья одиночные и находятся в сравнительно молодом возрасте, они имеют низко расположенные кроны. Это позволяет ожидать наибольший фитогенный эффект. Растительность луга описана на пробной площади 3 × 3 м (практически 9—10 м^2). В подкроновых пространствах визуально выделялись три зоны: пристволовая, под краем кроны и основная (срединная). В последней проявляется наиболее полно влияние дерева. По этой причине проведен подробный сравнительный анализ срединных зон.

При оценке участия видов в строении растительного покрова использована предложенная нами шкала «господства» (Ипатов и др., 1966). Участие видов выражено в относительных оценках на основе визуального определения относительного проективного покрытия (проективное покрытие вида, деленное на общее проективное покрытие). При этом, как правило, сумма относительных покрытий видов больше общего проективного покрытия и составляет 100 %. Приняты следующие основные градации участия («господства»): единично (ед) — до 1 % (присутствуют отдельные экземпляры), рассеянно (р) — 1—5, наполнитель (н) — 5—33, согосподствующий (с) — 33—66, господствующий (г) — более 66 %. Часто имеет место ситуация, когда трудно отнести участие к определенной категории. В этих случаях используются промежуточные оценки: ед-р, р-н, н-с, с-г. Таким образом, шкала состоит из 9 классов. Пограничные значения 33 и 66 % — 1/3 и 2/3 от общего проективного покрытия. Наш опыт показал, что такая шкала удобна для анализа.

Почва

По стратиграфии и механическому составу почва на лугу и под деревьями одинакова. Дерновый горизонт A_1 имеет толщину 30—40 см, образован супесью с примесью тонкого песка. Горизонт B — желтый песок, в его верхней части имеются рыжеватые пятна. Дерновой горизонт окрашен в коричневые тона. Под вязом и липой он имеет буроватый оттенок. Под елью под подстилкой имеется едва заметная серая присыпка — признак подзолообразовательного процесса.

По характеру подстилки (A_0) почвы различаются. На лугу мелкая ветошь имеет проективное покрытие 70—80 %, толщина 1—1.5 см. Под березой A_0 образован также ветошью с проективным покрытием 70 %, до 1 см толщ. Под сосной и елью

подстилка 5—6 см толщ. образована хвоей. При этом под сосной подстилка рыхлая, а под елью плотная. Под березой и елью подстилка состоит из хвои сосны и ветоши до 1—1.5 см толщ., с проективным покрытием 50—60 %. Под вязом и осиной подстилка образована опадом этих деревьев, имеет толщину до 1 см и проективное покрытие от 50 до 90 %. Органолептические оценки влажности (описания выполнены в сухой период, и почвенная влага образовалась за счет внутрипочвенной росы) дали следующие результаты: на лугу и под елью почва сухая, под ильмом и липой слегка влажная (свежая), под сосной и березой — промежуточные оценки.

Экотоп, биотоп

По положению в рельефе (все участки находятся в одном элементе рельефа), по стратиграфии почв и их механическому составу можно сделать вывод, что все участки (луг и подкроновые пространства деревьев) расположены в одном экотопе, как совокупности факторов среды нетрансформированных растительностью. Экологические оценки богатства (трофности) почвы, вычисленные по шкале Д. Н. Цыганова (1976) по присутствию видов (табл. 2) почти не различаются на лугу и в подкроновых пространствах, что отражает сходство экотопа и определяется одинаковыми свойствами почвообразующей породы.

ТАБЛИЦА 2

Растительность на лугу и в подкроновом пространстве деревьев

Виды	Луг	*P. s.*	*B. p.*	*B. p.—P. s.*	*U. g.*	*T. c.*
	Проективное покрытие, %					
	100	50	70	70	70	90
	Только на лугу					
Campanula patula L.	ед					
Hypericum maculatum Crantz	ед-р					
Lathyrus pratensis L.	ед					
Plantago lanceolata L.	ед					
Ranunculus polyanthemus L.	ед					
Rumex acetosa L.	р					
Trifolium medium L.	ед					
Trifolium pratense L.	р					
Trifolium repens L.	ед					
	На лугу и под кронами					
Achillea millefolium L.	р-н		р	р		
Agrostis capillaris L.	с			р-н	р	
Alchemilla vulgaris L. s. l.	р-н			р		
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	ед		р-н		ед	ед
Anthoxanthum odoratum L.	с			ед	р	
Centaurea jacea L.	ед	ед		ед		
Deschampsia caespitosa (L.) Beauv.	р				ед	
Dactylis glomerata L.	н	н	ед	р	р-н	ед-р
Galium album L.	р	г		н	р	ед
Phleum pratense L.	р			р	ед	
Stellaria graminea L.	ед		ед	ед		ед
Taraxacum officinale Wigg. s. l.	ед-р	р	н	н	р	ед-р
Vicia cracca L.	ед	ед	р-н	ед		

Виды	Луг	*P. s.*	*B. p.*	*B. p.—P. s.*	*U. g.*	*T. c.*
	Проективное покрытие, %					
	100	50	70	70	70	90
		Только под кронами				
Aegopodium podagraria L.		ед	с	р-н	г	н
Angelica sylvestris L.					ед	
Elytrigia repens (L.) Nevsk.		р				ед
Knautia arvensis (L.) Coult		ед				
Lysimachia nummularia L.						с
Poa angustifolia L.			р			ед
P. nemoralis L.		р-н	р-н	н		
P. angustifolia L.					ед	
Stellaria holostea L.						г
Urtica dioica L.						ед
Число видов (всего 33)	23	9	10	14	11	11
Отсутствует на лугу		4	3	2	3	5
Общие с лугом (% от луга)		21	30	52	35	25
Сквозистость в зенит	100	40	40	40	30	10
Сквозистость общая	100	50	70	60	40	18
Увлажнение*	7.7	11.1	11.0	9.6	11.7	11.6
Богатство*	6.9	7.6	7.7	7.4	7.0	7.1
Увлажнение**	9.2	10.0	11.5	10.5	11.8	13.7
Богатство**	4.7	7.4	7.6	7.3	6.1	8.0
Ранг влияния на среду	0.3	3.2	3.3	3.3	4.1	12

Примечание. Под кроной ели растительность отсутствует (отдельные всходы неопределенных видов). Классы господства (участия видов): ед — единично, ед-р — единично-рассеянно, р — рассеянно, р-н — рассеянно-наполнитель, н — наполнитель, н-с — наполнитель-согосподствует, с — согосподствует, с-г — согосподствует-господствует, г — господствует (объяснения в тексте). Индексы увлажнения и богатства рассчитаны по таблицам Д. Н. Цыганова (1976), при этом * — по наличию вида, ** — взвешенные значения участия вида. Под липой отмечен 1 экз. подроста дуба 40 см выс.

Биотоп (совокупность экологических факторов, трансформированных растительностью) на лугу и в подкроновом пространстве древесных пород разный. Различие выражается в том, что почва на лугу заметно суше (по прямой оценке и по экологическим шкалам), и A_1 отличается более темной прокрашенностью в подкроновом пространстве, вызванной большей насыщенностью гумусом. Расчет индексов увлажнения и богатства почв не по наличию видов, а по степени участия видов (относительному покрытию) показал (табл. 2), что богатство почв в подкроновых пространствах существенно больше, чем на лугу. По-видимому, оценка богатства с учетом только присутствия видов отражает свойства экотопа, а рассчитанная с учетом участия видов (относительного покрытия) в большей мере отражает особенности биотопа. Имеет ли такая закономерность всеобщий характер, следует проверить в других экотопах. Таким образом, и по этому показателю имеет место биотопическое различие. Надо полагать, что индекс богатства определяется не только содержанием питательных веществ в почве, но и влажностью.

Очевидны различия биотопов, определяемые сквозистостью крон. Световой поток более чем в несколько раз меньше в подкроновых пространствах, дневные температуры значительно ниже, влажность воздуха выше (Ипатов и др., 1979). Темпе-

ратурный режим и влажность воздуха способствуют поддержанию более высокой влажности почв в подкроновых пространствах.

Особое место занимает ель. Под елями с низким положением крон как в нашем случае, так и в других экотопах (Кирикова, Ипатов, 2001) имеют место дефицит света (2—3 % от открытого места), мощная плотная слаборазложившаяся подстилка, в летний период крайняя засуха из-за перехвата осадков кроной. Эти условия препятствуют развитию растительности в подкроновом пространстве ели.

Растительность

Характеристика растительности приведена в табл. 2. Для удобства анализа виды в списке подразделены на три категории: 1 — встречаются только на лугу, 2 — на лугу и в подкроновых пространствах, 3 — только под кроной. Число видов на пробной площади луга и на всех подкроновых пространствах одинаково. Следует иметь в виду, что число видов в совокупности подкроновых пространств определяется большим разнообразием биотопов и почти в 5 раз большей, чем на лугу, суммарной пробной площадью (на лугу 9—10 м^2, в подкроновых пространствах 45—49 м^2). Площадь каждого подкронового пространства практически такая же, как и на лугу (табл. 1), поэтому сопоставлять число видов на этих площадях правомерно. Из 23 видов луга больше половины отмечено в подкроновых пространствах, однако под отдельными деревьями только от одной пятой до трети видов, общих с лугом.

Доминанты луга снижают свое участие под деревьями, а *Galium album* и *Veronica chamaedrys* увеличивают. В подкроновых пространствах доминируют иные, чем на лугу, виды: *Aegopodium podagraria*, *Lysimachia nummularia*, *Stellaria holostea*, *Poa angustifolia*. Различия во флористическом составе луга и подкроновых пространств разных древесных пород четко проявляется в числе несовпадающих видов (табл. 3). Подкроновые пространства неодинаковы и по преобладающим видам. Под *Pinus sylvestris* наибольшее участие принимают *Galium album* и *Dactylis glomerata*, под *Betula pendula* — *Aegopodium podagraria*, *Veronica chamaedrys*, под *Betula pendula* и *Pinus sylvestris* — *Galium album*, *Veronica chamaedrys*. Интересно, что под *Betula pendula* и *Pinus sylvestris*, с одной стороны, и в смешанном из этих двух видов подкроновом пространстве, с другой, наблюдается меньшее различие, чем между другими парами. Четко выражена специфика *Ulmus glabra* и *Tilia cordata*. Под первым полностью господствует *Aegopodium podagraria*, под вторым господствуют *Stellaria holostea* и *Lysimachia nummularia*. Здесь заметное участие принимает *Aegopodium podagraria*. Под *Tilia cordata* появился подрост дуба в одном экземпляре. Надо отметить, что *Stellaria holostea* и *Lysimachia nummularia* не найде-

ТАБЛИЦА 3

Число несовпадающих видов в подкроновых пространствах (в % от общего числа видов)

	P. s.	*B. p.*	*B. p.—P. s.*	*U. g.*	*T. c.*
P. s.	82	74	54	70	79
B. p.		64	56	75	67
B. p.—P. s.			50	75	60
U. g.				61	75
T. c.					71

ны на лугах в радиусе примерно 500 м. Наконец, как нами уже отмечено выше, в подкроновом пространстве ели растительность вообще отсутствует.

Очевидно, что видовое и ценотическое разнообразие растительности подкроновых пространств вызвано различием биотопов, формируемых разными породами.

Поскольку факторы среды влияют на растительность в комбинации друг с другом, сделана попытка ранжировать комбинации факторов в подкроновых пространствах по «силе» влияния деревьев разных пород на среду. Использованы: сквозистость общая, индексы увлажнения и богатства (взвешенные участием видов). Значения каждого из этих параметров ранжированы от 1 до 6 (шесть пробных площадей — луг и подкроновые пространства). При этом вместо непосредственно сквозистости использованы значения (100-сквозистость). Три значения рангов каждого объекта перемножены и разделены на их сумму. Итоговые ранги приведены в табл. 2. Хотя эта процедура имеет формальный характер, порядок рангов вполне соответствует результатам анализа, приведенного выше. Наиболее сильное влияние на среду (создает наиболее специфический биотоп) оказывает *Tilia cordata*, *Picea abies* в этом отношении, конечно, вне конкуренции. Сходно, но заметно слабее влияют на среду *Betula pendula* и *Pinus sylvestris*.

Заключение

Таким образом, выявлена специфичность влияния деревьев разных пород на растительность в их фитогенных полях в одном и том же экотопе, выражающаяся в своеобразии видового состава и соотношении обилия видов. При трансформации деревьями луговой растительности за 20 лет более чем в 2 раза снижается число видов, при этом появляются новые (в том числе доминанты), отсутствующие на лугу. Разумеется, по мере «очищения» стволов деревьев от ветвей, поднятия кроны над землей фитогенный эффект снижается (Кирикова, Ипатов, 2001).

Наличие и специфичность фитогенных полей деревьев разных пород являются одной из основных причин формирования мозаики напочвенного покрова в лесу, особенности при смешанном породном составе деревьев.

Благодарности

Исследование выполнено при содействии Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48549).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ипатов В. С., *Кирикова Л. А.*, *Бибиков В. П.* Сквозистость древостоев: измерение и возможность использования в качестве микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615—1624.

Ипатов В. С., *Кирикова Л. А.*, *Линдеман Т. Н.* Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 8. С. 1121—1126.

Кирикова Л. А., *Ипатов В. С.* К характеристике фитогенного поля ели в зеленомошных сосняках // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 94—103.

Норин Б. Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 9. С. 1161—1174.

Цыганов Д. Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов // М., 1976. 59 с.

Уранов А. А. Фитогенное поле. Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.; Л.: 1965. С. 251—254.

Уранов А. А. К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций. М., 1968. С. 183—208.

SUMMARY

The phytogenic areas of single *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth., *Ulmus glabra* Huds., *Tilia cordata* Mill., *Picea abies* (L.) Karst. trees at the same mowed meadow ecotope are characterized. The influence of the phytogenic areas on the environment and plant cover is described.

УДК 581*524.42 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 8

© А. Ю. Кудрявцев

ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ ЛЕСОСТЕПИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

A. Yu. KOUDRIAVTSEV. RESTORATION DYNAMICS OF ECOSYSTEMS OF FOREST-STEPPE ON THE VOLGA UPLAND

Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»
Пенза
E-mail: zapoved@penza.com.ru
Поступила 26.04.2006
Окончательный вариант получен 06.10.2006

Рассмотрены некоторые аспекты восстановления лесных и кустарниковых сообществ лесостепи в условиях абсолютно заповедного режима. Изучен сукцессионный ряд восстановления сообществ от заселения кустарниками остепненных залежей до формирования низкоствольных лесов, образованных черемухой обыкновенной. Восстановительный цикл динамики описывается 8 возрастными стадиями. Показано, что формирование черемуховых лесов идет с участием промежуточных видов кустарников.
Ключевые слова: лесостепной комплекс, черемушник, сукцессионный ряд, восстановительная динамика.

Природа лесостепной зоны по сложности и богатству природных комплексов, динамичности ее истории, а также в силу специфических условий формирования почв и растительности привлекала к себе внимание биологов с конца XIX в. Лесостепной комплекс как единое генетическое и эволюционное образование впервые был охарактеризован Н. С. Камышевым (1965). В пределах Окско-Донской низменности он представляет собой систему осиновых кустов и участков луговых степей, а на Среднерусской возвышенности — плодово-кустарниковую степь, морфологически напоминающую саванну тропического пояса (Бережной, Бережная и др., 2000). Выделение плодово-кустарниково-степной растительности в качестве инварианта лесостепного ландшафта имеет под собой глубокую генетическую основу, подтверждая выводы М. М. Крашенинникова (1951) о древности зонального ландшафта лесостепи и предшествующем ему в неогене ландшафту саванн (Мильков, 1950, 1977).

В настоящее время естественная растительность заменена агроценозами или претерпела значительные изменения, что еще более осложнило задачу изучения лесостепных экосистем. В этих условиях особую значимость приобретают исследования восстановительной динамики растительности на территориях заповедников.

Характеристика района исследования

Пензенская обл., где проводились исследования восстановительной динамики экосистем лесостепи расположена на западном склоне Приволжской возвышенности, который постепенно спускается к Окско-Донской низменности. Ф. Н. Миль-

ков (1950) подчеркивает, что лесостепь Приволжской возвышенности представляет пример облесенной провинции лесостепной зоны. Это результат дифференциации ландшафтов, обусловленный геолого-геоморфологическими различиями на равнинах. Бóльшая часть провинции — северная лесостепь, которая здесь продвинута далеко к югу.

В настоящее время на территории области в основном сохранились лишь отдельные фрагменты лесостепного комплекса (лес, луг или заросли кустарников). Естественная растительность открытых безлесных пространств почти полностью уничтожена. Около 90 % безлесных территорий распахано. Ландшафты, характерные для лесостепного комплекса Среднего Поволжья, представлены на участках заповедника «Приволжская лесостепь».

Целью нашей работы было исследование динамики сообществ в сукцессионном ряду, ведущем к формированию черемуховых лесов. В качестве модельного объекта для исследования структуры растительности лесостепной зоны Поволжья был выбран Островцовский участок заповедника «Приволжская лесостепь», расположенный на юго-западе Пензенской обл. Он занимает часть водораздела и склон оврага, по которому протекает ручей, впадающий в р. Хопёр. Площадь участка составляет 352 га. Абсолютные высоты колеблются в пределах 200—240 м над ур. м. Для участка характерна высокая изрезанность территории овражно-балочной сетью. В почвенном покрове преобладают черноземы выщелоченные, среди которых отдельными пятнами встречаются черноземы типичные.

Растительность представляет собой сложную мозаику степных, луговых, кустарниковых и лесных сообществ водораздела, овражно-балочной сети и поймы. Особенностью является возникновение своеобразных низкоствольных лесов, древостой которых образован видами, обычно формирующими подлесок широколиственных лесов, — черемухой обыкновенной и кленом татарским (Кудрявцев, 2000, 2002, 2003).

Первое описание исследованного нами Островцовского участка приведено в работе Б. А. Келлера (1903). В начале XX в. его территория представляла собой кустарниковую степь, известную у местных жителей под названием «Дикий сад». Участок сдавался в аренду для сбора терна и вишни. Имели место пожары, о чем свидетельствуют значительные площади, на которых встречаются обугленные стволы кустарников. Даже после того, как в 1982 г. Островцовская лесостепь получила статус памятника природы, на ней не прекращались выпас скота, сенокошение, а также вырубка деревьев и кустарников. Только после введения в 1989 г. заповедного режима началось постепенное восстановление естественной растительности (Добролюбова, 1999).

Материал и методика

Материал для исследований был собран в 1998—2003 гг. во время геоботанического картирования ключевого участка площадью 30 га (рис. 1). Для изучения растительности лесостепного комплекса были заложены 7 постоянных геоботанических профилей, общая длина которых составила 4340 м. Профили заложены на плакоре с преобладанием средневыщелоченных черноземов. Вдоль каждого профиля закладывались примыкающие друг к другу пробные площади размером 10 м × 10 м, на которых проводился сплошной пересчет деревьев и кустарников. Возраст определяли на модельных экземплярах растений путем подсчета годичных

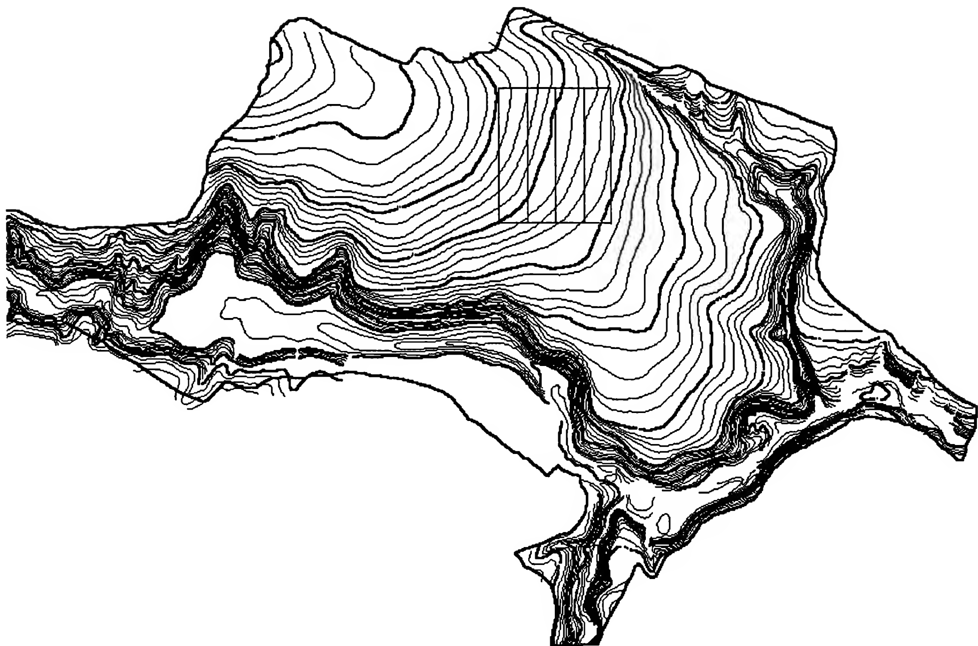


Рис. 1. Схема расположения трансект полигона экологического мониторинга на Островцовском участке заповедника «Приволжская лесостепь».

колец на спилах, сделанных у основания ствола. Всего было обследовано 287 модельных экземпляров 10 видов деревьев и кустарников. Таким образом, для каждой пробной площади определен видовой состав, количество растений, средний возраст, средние высоты и диаметры.

Доля участия каждого вида в составе сообществ определялась как процент от суммы площадей проекций крон на пробной площади. В связи со спецификой вертикальной структуры ценозов лесостепного комплекса (большая разница в высоте различных групп кустарников, плавные переходы от кустарников к низкоствольным лесам и небольшая разница в высоте деревьев и кустарников) было решено отказаться от общепринятого деления на древостой, подрост и подлесок и выделять ярусы по высоте растений.

Травянистая растительность описана доцентом кафедры ботаники Пензенского педагогического университета Л. А. Новиковой. На каждой площадке был полностью выявлен видовой состав и определено проективное покрытие ($м^2/100\ м^2$) для каждого вида.

В качестве основного метода исследования автогенных сукцессий был выбран метод установления сукцессионных связей на основе пространственных фитоценотических рядов сообществ (Александрова, 1969). На основе методических подходов динамической классификации (Ипатов, Герасименко, 1992; Ипатов, Кирикова, 1999) и с учетом рекомендаций по исследованию динамики растительности (Разумовский, 1999; Логофет, 1999) был построен восстановительный ряд сообществ с участием черемухи, разделенный на возрастные стадии продолжительностью по 5 лет (рис. 2). При этом за основу был принят средний возраст черемухи на каждой площади. Построение ряда проводилось путем сравнения и анализа предварительно обработанных описаний пробных площадей.

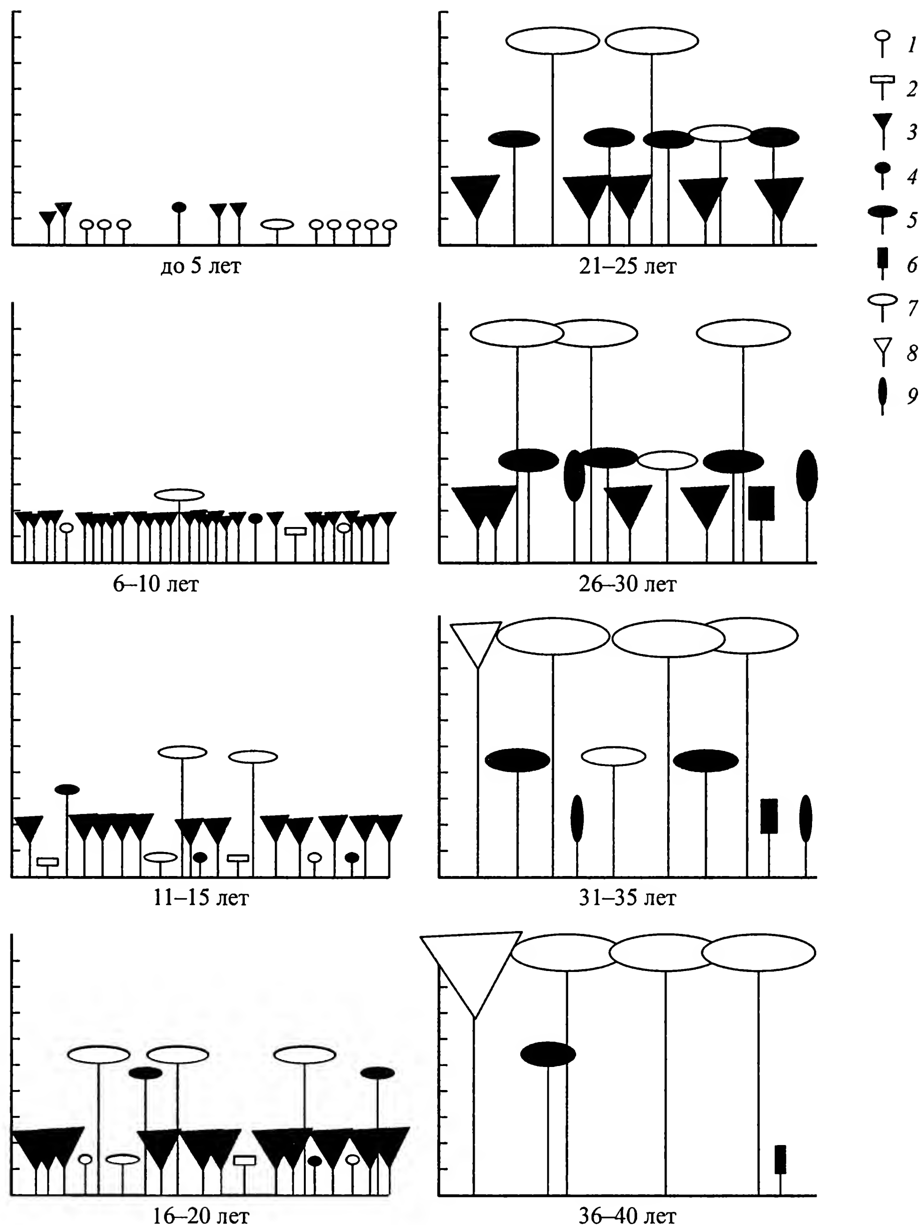


Рис. 2. Схема сукцессионного ряда, ведущего к формированию черемуховых лесов.

1 — Cerasus fruticosa, 2 — Amygdalus nana, 3 — Prunus spinosa, 4 — Rosa majalis, 5 — Rhamnus cathartica, 6 — Sambucus racemosa, 7 — Padus avium, 8 — Acer tataricum, 9 — Euonymus verrucosa.

К одной стадии относятся состояния сообществ (в данном случае пробные площади), идентичные по составу и состоянию видов, по возрастной стадии развития эдификатора, по его жизненности, по сложению в пространстве (Ипатов, Герасименко, Трофимец, 1991).

Результаты и обсуждение

Черемуха отмечена на 139 пробных площадях из 425, на которых присутствует древесно-кустарниковая растительность. Преобладающий возраст в сообществах 30 лет (34.1 % от количества площадей). Менее распространены сообщества в возрасте 25, 35 и 20 лет (20.9, 16.5 и 15.3 % соответственно). Сообщества начальных и последних стадий представлены небольшим количеством пробных площадей (всего 13.2 %). Максимальный возраст экземпляров черемухи на участке не превышает 40 лет.

Подобное распределение по возрастным стадиям можно объяснить тем, что благоприятные условия для распространения черемухи возникли примерно 35 лет назад. В это время происходила ликвидация близлежащего с. Круча, после чего резко снизилась антропогенная нагрузка. Деградация степной и луговой растительности (вследствие интенсивного выпаса скота и сенокошения) дает возможность для прорастания плодов черемухи, заносимых из пойменного леса, и успешного приживания их проростков из-за низкой конкуренции.

Первый вариант — поселение черемухи в зрелых и отмирающих сообществах высокорослых кустарников, преимущественно в терновниках и жестеро-терновниках. Однако развитие по этому варианту мало распространено, описаны только 2 площадки на начальной стадии формирования популяции черемухи. На более поздних стадиях, вплоть до 20 лет, подобных сообществ не отмечено.

Второй вариант — поселение черемухи в открытой степи и формирование монодоминантных сообществ уже на ранних стадиях сукцессии — также мало распространен. Описаны лишь 2 такие площадки в возрасте 20 лет.

Основным вариантом формирования сообществ является поселение черемухи в открытой степи одновременно с другими кустарниками и деревьями. Впоследствии фитоценозы последовательно проходят ряд стадий с различной степенью доминирования нескольких видов. Большинство описаний на площадках до 25 лет (88 %) относится именно к этому варианту. Нужно отметить, что, поскольку к 30 годам жестер и особенно терн в основном отмирают, точное определение пути развития сообществ на более ранних стадиях не всегда бывает возможным. Однако присутствие незначительного количества старых экземпляров жестера в фитоценозах до 40-летнего возраста позволяет сделать вывод о том, что их развитие проходило именно по третьему варианту, для которого и построена схема динамики сообществ.

Общий ход изменения состава и строения древесно-кустарниковых сообществ в сукцессионном ряду представлен в таблице.

На первой стадии (до 5 лет) происходит заселение территории деревьями и кустарниками. Распространение их на залежах происходит двумя путями: за счет развития появившихся ранее популяций растений и путем заноса семян наземными млекопитающими и птицами, что приводит к появлению разновидовых биогрупп (Рыжков, Рыжкова, 2000). Поселяясь одновременно с деревьями, кустарники быстро захватывают территорию и ограничивают их распространение. Дернина, образуемая степными злаками, не препятствует разрастанию вегетативно подвижных кустарников. Вишня и миндаль способны в условиях задернения образовывать сравнительно редкие одновидовые скопления. В результате на первых этапах сукцессии на залежах возникают пятна с доминированием различных видов кустарников (в данном случае вишни), площадь которых постоянно увеличивается за счет вегетативного разрастания. Диаметр пятен составляет от 2—3 до 20—40 м. Одновидовые кустарниковые пятна первоначально представляют собой один или не-

Изменение состава сообществ в сукцессионном ряду

Состав сообществ	Временной промежуток от начала сукцессии, годы							
	5	10	15	20	25	30	35	40
Общее проективное покрытие деревьев и кустарников, %	41.0	252.0	171.0	246.0	156.0	141.0	109.0	98.0
Число видов деревьев и кустарников	5	8	8	15	16	11	10	7
Деревья и кустарники								
Acer platanoides L.					0.1	0.1		
A. tataricum L.		0.2	0.1	0.5	0.2	1.4	5.6	26.1
Amygdalus nana L.		0.9	2.6	0.9	0.1			
Berberis vulgaris L.				0.1	0.1		0.1	0.1
Cerasus fruticosa Pall.	63.4	0.7	0.8	1.4	0.1			
Crataegus sanguinea Pall.				0.1				
Euonymus verrucosa Scop.	0.1			0.4	1.9	10.6	2.8	
Lonicera tatarica L.				0.2	0.1	0.5	0.3	
Malus praecox (Pall.) Borkh.		2.0			2.3	0.1	0.6	0.1
Padus avium Mill.	0.5	1.0	13.1	12.8	27.2	44.6	79.1	71.0
Populus tremula L.				0.1	1.0			
Prunus spinosa L.	33.0	88.9	79.7	74.6	46.7	17.9		
Rhamnus cathartica L.		1.0	2.0	7.3	16.0	21.5	9.5	1.9
Rosa maialis Herrm.	3.0	5.3	1.6	0.8	0.8			
Sambucus racemosa L.				0.3	1.2	1.8	0.9	0.7
Sorbus aucuparia L.					0.5	0.1	0.3	0.1
Ulmus laevis Pall.				0.1				
Viburnum opulus L.			0.1	0.4	1.7	1.4	0.8	
Проективное покрытие травостоя, %	55.3	17.5	38.0	17.1	27.2	30.4	29.8	26.5
Число видов трав	24	38	24	23	20	51	24	17
Травостой								
Achillea millefolium L.	0.9		1.3					
Adoxa moschatellina L.				1.0		0.6	0.1	1.0
Aegopodium podagraria L.				18.2	22.1	9.1	19.3	1.0
Agrimonia eupatoria L.	0.9			1.3				
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.				0.4	0.5	0.6	0.1	0.5
Arabis pendula L.					1.6	0.4	0.3	5.2
Arcticum tomentosum Mill.						0.2	0.3	
Artemisia pontica L.		0.4	3.9					
A. vulgaris L.	0.5	0.8		0.4				
Asparagus officinalis L.		0.4		0.6			0.1	0.5
Berteroa incana (L.) DC.		2.5						
Brachypodium pinnatum (L.) Beauv.		22.9				0.8		
Bromopsis inermis (Leyss.) Holub		16.4	21.1					
B. riparia (Rehm.) Holub	9.0	0.8	3.9			0.2		
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	40.7	4.1	13.2	0.4		0.3		
Campanula bononiensis L.	0.5		0.7					
Carex praecos Schreb.	2.7							
Centaurea pseudophrygia C. A. Mey.	1.8							
C. scabiosa L.	0.5		3.9					
Chelidonium majus L.		1.7	26.3	50.7	45.2	49.4	57.1	71.2
Cirsium arvense (L.) Scop.	4.5		0.7					
C. heterophyllum (L.) Hill				0.6		0.2		
Convallaria majalis L.		0.8	2.6	2.9	5.0	3.3	3.1	2.1
Dactylis glomerata L.		0.4	1.3			0.2		
Elymus caninus (L.) L.			1.3	1.6	1.6	2.6	1.8	0.5

Состав сообществ	Временной промежуток от начала сукцессии, годы							
	5	10	15	20	25	30	35	40
Elytrigia repens (L.) Nevski	4.5		2.6	0.6	0.5	0.2		
Fallopia convolvulus (L.) A. Löve		0.4	0.7	1.3		0.1	0.4	0.5
Filipendula vulgaris Moench	0.5	0.8						
Fragaria viridis (Duch.) Weston	2.7	0.8	2.6					
Galeopsis ladanum L.				0.4		0.1	0.1	
Galium aparine L.			3.9	3.3	1.8		3.8	5.7
G. boreale L.	0.5	0.4						
Geum urbanum L.					2.4	1.2	2.6	0.5
Glechoma hederacea L.					3.2	1.5	2.3	
Heracleum sibiricum L.		1.7				0.1		
Inula hirta L.	0.9							
Leonurus quinquelobatus Gilib.					0.8	1.3	1.2	1.0
Melandrium album (Mill.)		0.8				0.1		
Melica altissima L.		8.2		5.9	2.1	2.6	3.1	1.0
Myosotis sparsiflora Pohl						0.1	0.1	
Nepeta pannonica L.	6.3	1.2				0.2		
Origanum vulgare L.	1.8	1.2				0.1		
Peucedanum alsaticum (L.) Moench	0.5		0.7					
Phlomis tuberosa L.		3.7	2.6			0.3	0.1	
Poa angustifolia L.	1.8		1.3					
Polygonatum multiflorum (L.) All.					0.3	0.3		
P. odoratum (Mill.) Druce						0.1	0.9	0.5
Pyrethrum corymbosum (L.) Scop.		0.8		1.6	0.3	0.2		
Rubus caesius L.				4.2		5.3		
R. saxatilis L.		2.5	0.7	1.3	0.5	1.0	0.5	
Serratula coronata L.	3.6					0.1		
Seseli libanotis (L.) Koch	3.6	2.5	0.7					
Sisymbrium strictissimum L.						1.6		
Solanum dulcamara L.					0.3	0.2	1.4	
Stipa pennata L.	7.2	1.7	2.6					
Urtica dioica L.		9.4			10.5	10.8		5.7
Verbascum marschallianum Ivanina et Tzvel.	0.5	0.4						
Vicia tenuifolia Roth	3.6	3.3		1.6		1.8		
Viola hirta L.		4.5			0.5	1.1		2.1
V. mirabilis L.		1.2			0.5	0.3		0.5

Примечание. Виды с низким обилием и встречаемостью: *Ajuga genevensis* (10), *Alliaria petiolata* (25), *Artemisia absinthium* (30), *A. armeniaca* (30), *Campanula glomerata* (30), *Crepis sibirica* (30), *Cucubalus baccifer* (15), *Delphinium cuneatum* (10), *Dracocephalum ruyschiana* (15), *Erysimum cheiranthoides* (35), *Euphorbia semivillosa* (10), *Galium odoratum* (35), *Geranium sanguineum* (10), *Inula salicina* (30), *Knautia arvensis* (10), *Lathyrus pallescens* (20), *L. sylvestris* (10), *Lithospermum officinale* (30), *Milium effusum* (35), *Polemonium caeruleum* (20), *Sanguisorba officinalis* (30), *Serratula tinctoria* (10, 30), *Solidago virga-aurea* (30), *Stipa tirsa* (20), *Taraxacum officinale* (30), *Thalictrum simplex* (30), *Vicia cracca* (10, 30).

сколько клонов одного вида. Отмечается закономерное уменьшение высоты кустарников по направлению от центра к краю пятен (Чистякова, 1993). Формируются разреженные сообщества с доминированием вишни степной, содоминантом в которых является терн. Черемуха представлена единичными экземплярами, степень ее участия минимальна. Внедрение на залежь деревьев и кустарников следует считать инициальной стадией облесения. В этот период кустарники имеют ряд преиму-

ществ перед деревьями (корнеотпрысковое размножение и скороспелость). В составе травостоя отмечено присутствие типично степного дерновинного злака — *Stipa pennata*. Широко распространены злаки луговых степей (*Bromopsis riparia*, *Poa angustifolia*) и настоящих лугов (*Calamagrostis epigeios*, *Elytrigia repens*). Довольно широко представлены виды степного разнотравья: *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Nepeta pannonica*, *Seseli libanotis* и *Verbascum marschallianum*. Количеств лугового разнотравья также очень велико: *Achillea millefolium*, *Centaurea scabiosa*, *Inula hirta*, *Origanum vulgare* и др.

В дальнейшем происходит смыкание кустарников и образуются очень плотные одноярусные ценозы с абсолютным доминированием терна и небольшой примесью шиповника, вишни, миндаля и жестера, а также с отдельными экземплярами черемухи. При этом отдельные пятна сливаются в более крупные и образуется очень плотный полог с абсолютным доминированием терна и небольшой примесью таких кустарников, как вишня, миндаль, жестер. Плотность экземпляров черемухи увеличивается в 6 раз, поскольку условия для прорастания семян в разреженных кустарниковых сообществах довольно благоприятны. Ее участие среди кустарников остается незначительным. Однако, хотя черемуха вследствие малочисленности и не способна образовать самостоятельный ярус, по высоте она уже значительно превосходит терн. В результате к 10 годам формируются высокосомкнутые сообщества с господством терна, в которых расположены отдельные экземпляры черемухи. Генезис деревьев и кустарников на данной стадии различен: деревья на залежи размещены диффузно и развиваются индивидуально, кустарники образуют плотные сомкнутые фрагменты формаций, преимущественно терновников, что отмечено и для залежей Центрально-Черноземного заповедника (Краснитский, 1973). Травостой сильно изреживается, но одновременно заметно обогащается его видовой состав. Появляются сорно-лесные (*Chelidonium majus*) и неморальные (*Convallaria majalis*, *Viola mirabilis*) элементы, а также представители нитрофильной растительности (*Urtica dioica*).

По мере развития сообществ вследствие различной скорости роста и развития видов деревьев и кустарников одноярусные ценозы сменяются двух- и трехъярусными. Наибольшим видовым разнообразием и развитой структурой характеризуются сообщества в период от 16 до 30 лет. В начале периода в первом ярусе доминирует черемуха с примесью жестера. Второй ярус целиком состоит из терна. Третий ярус, состоящий из низких кустарников (вишня, миндаль, шиповник) и молодых экземпляров черемухи, сильно изрежен. В некоторых окнах появляются новые виды кустарников — бузина красная, жимолость татарская, бересклет бородавчатый, продолжается заселение калины. По сумме площадей проекций крон доминантом остается терн. Сомкнутость травостоя вначале значительно возрастает, затем резко падает. При этом из состава выпадают степные дерновинные злаки (*Stipa pennata*), злаки луговых степей (*Bromopsis riparia*, *Poa angustifolia*) и настоящих лугов (*Brachypodium pinnatum*, *Bromopsis inermis*), виды степного разнотравья (*Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Nepeta pannonica*, *Seseli libanotis*, *Verbascum marschallianum*), а также луговые разнотравные виды (*Achillea millefolium*, *Centaurea scabiosa*, *Inula hirta*, *Knautia arvensis*, *Origanum vulgare*, *Phlomis tuberosa*). Появляются лесные неморальные виды (*Aegopodium podagraria*). К 25 годам черемуха с примесью отдельных деревьев клена татарского образует первый ярус, значительно выделяющийся по высоте. Сомкнутость этого яруса небольшая. Второй ярус образуют жестер, прекративший рост в высоту, угнетенные и более молодые растения черемухи, а также небольшое количество калины и бузины. Сильно изреженный терн с примесью шиповника и бересклета образует третий ярус. В этом же яру-

се присутствуют и молодые экземпляры черемухи. Происходит некоторое уменьшение плотности особей черемухи, хотя общее количество отмерших деревьев невелико. В целом сообщества на этой стадии можно охарактеризовать как полидоминантные. Благодаря образованию в пологе довольно значительных по площади «окон» развиваются ценопопуляции таких кустарников, как калина, бузина и жимолость. Преобладающим видом в сообществах остается терн с значительной примесью черемухи и жестера. Проективное покрытие травостоя возрастает, видовой состав его существенно не меняется.

В дальнейшем происходит упрощение структуры сообществ. Сумма площадей проекций крон в фитоценозе снижается, доминантом становится черемуха. Происходит деградация третьего яруса. Отмирает большое количество терна, проективное покрытие которого уменьшается почти в 3 раза. Полностью отмирают степные кустарники — вишня и миндаль, а также шиповник. Плотность яруса черемухи сильно возрастает. Черемуха интенсивно растет в высоту, благодаря чему растения выносят свои кроны в верхний полог. Ее популяция развивается за счет образования побегов из спящих почек, расположенных в основании ствола и на ксилоризомах. Семенное возобновление под пологом древостоя невозможно, поскольку из-за низкой освещенности интенсивность элиминации проростков сразу достигает высокого уровня. А в «окнах» успешность возобновления не гарантирована, так как на осветленных участках разрастается крапива. В то же время у растений черемухи развивается достаточно мощная корневая система, способная обеспечить интенсивное образование и быстрый рост поросли. В этой фазе дифференциация по размерам и интенсивности роста протекает наиболее интенсивно и ведет к тотальной элиминации угнетенных особей. Отбор идет по скорости роста в высоту и только в господствующем пологе. Появление просветов в верхнем пологе способствует развитию светолюбивых видов трав. При этом происходит значительное обогащение видового состава. Для этой стадии характерно сочетание большого количества как луговых, так и лесных видов, вновь появляются степные растения. Тем не менее доминирование лесных видов сохраняется.

Абсолютно господствует первый ярус, образованный черемухой с примесью клена татарского. Высота яруса увеличивается незначительно, вследствие того что к этому возрасту прирост в высоту у черемухи резко снижается. Площадь проективного покрытия древесного яруса максимальна. Для этого периода характерны максимальная величина отпада черемухи, а также потеря способности к образованию поросли. Количество деревьев черемухи резко снижается в основном за счет угнетенных деревьев, отставших в росте. Особи подчиненного полога немногочисленны, не выполняют значительных продукционных и репродуктивных функций и обречены на гибель из-за угнетающего воздействия господствующих деревьев. В то же время показатели продуктивности древостоев (высота, диаметр, сумма площадей сечений) резко возрастают. Образуются сообщества с полным доминированием в составе черемухи. Полностью отмирает терн. Второй ярус сильно изреживается вследствие интенсивного отмирания жестера и бересклета. Третий ярус состоит из бересклета и бузины с небольшой примесью жимолости. Развит очень слабо. В данный период происходят значительное изреживание сообществ и резкое снижение суммарного проективного покрытия.

К 40 годам формируется практически одноярусный древостой с абсолютным доминированием черемухи. Изредка черемуха образует смешанные древостои с кленом татарским. Оптимизация плотности популяции осуществляется преимущественно путем регуляции роста особей через конкурентные взаимодействия и элиминацию отставших в росте («низовой отпад») и больных экземпляров. Выравнивание

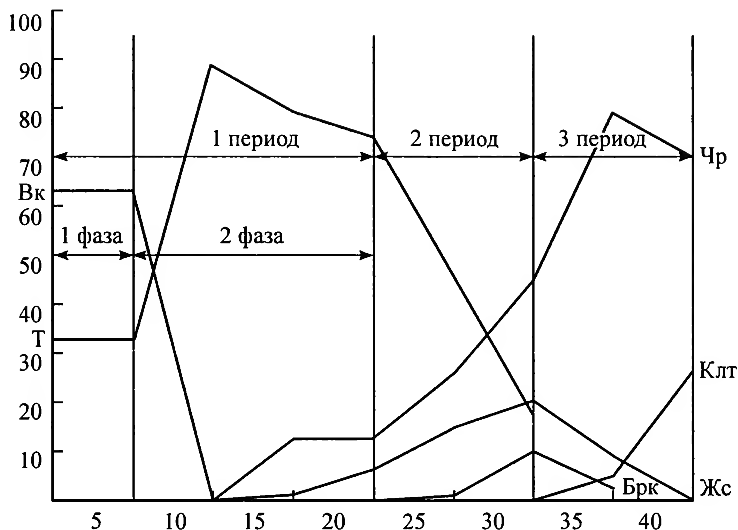


Рис. 3. Смена доминирующих видов деревьев и кустарников в ходе восстановительной сукцессии черемушников.

По оси абсцисс — стадии сукцессии, годы; по оси ординат — состав, % от суммы площадей проекций крон. Вк — *Cerasus fruticosa*, Т — *Prunus spinosa*, Жс — *Rhamnus cathartica*, Брк — *Euonymus verrucosa*, Чр — *Padus avium*, Клт — *Acer tataricum*.

плотности полога в известных пределах осуществляется путем асимметричного развития крон деревьев. В очень редком подлеске (покрытие 2.5 %) преобладают бузина и старые отмирающие экземпляры жестера. Сомкнутость травяного яруса остается стабильной, однако количество видов значительно снижается. Полностью выпадают светолюбивые степные и луговые виды. Доминируют такие лесные и сорно-лесные виды, как *Chelidonium majus*, *Aegopodium podagraria*, *Convallaria majalis*.

Таким образом, анализ развития сообществ позволяет выделить в сукцессионном ряду 3 хорошо различимых периода (рис. 3).

1. Господство кустарников (до 20 лет). Можно выделить 2 хорошо различимые фазы. Первая фаза (до 5 лет) — доминирование вишни степной. Вторая фаза (6—20 лет) — преобладание терна.

2. Переходный период (21—30 лет). Доли участия в составе деревьев и кустарников примерно одинаковы, причем доминирование отдельных видов явно не выражено. В течение периода происходит смена кустарников низкоствольными деревьями.

3. Доминирование низкоствольных деревьев (31—40 лет).

Заключение

Изучение сукцессионного ряда показало, что в процессе своего развития сообщество последовательно проходит ряд стадий, при смене которых изменяются его состав и строение.

На первых стадиях сукцессии преимущество получают виды, способные к интенсивному освоению территории благодаря высокой вегетативной подвижности. Дальнейшее развитие древесно-кустарниковой растительности зависит от общих размеров растений и длительности удержания занимаемой видом территории (темпов годичного прироста в высоту и продолжительности жизни скелетной оси). Низ-

корослые степные кустарники довольно быстро сменяются более высокорослыми, которые, в свою очередь, уступают место низкоствольным деревьям. В сукцессионном ряду можно выделить 2 стадии с резким изменением состава (6—10 и 26—30 лет). Также выделятся 2 периода с постепенным изменением характера растительности (11—25 и 31—40 лет).

Богатство жизненных форм растений обеспечивает сложную структуру и разнообразие признаков древесно-кустарниковых сообществ. Вертикальная структура ценозов чаще всего многоярусная. Зачастую древесно-кустарниковый ярус бывает не полностью сомкнут, а многие виды деревьев и кустарников цветут до полного развития листьев или одновременно с их развитием, наступающим довольно поздно. Поэтому с начала весны и до полного распускания листьев ценозы сильно осветлены.

Не менее сложна и горизонтальная структура дендроценозов лесостепного комплекса. Зачастую преобладают ценозы, в которых верхний ярус, образованный как деревьями, так и кустарниками, не вполне сомкнут. Эта редколесная (или редкокустарниковая) структура верхнего яруса не может не отражаться и на структуре нижних ярусов. На других стадиях сукцессии как древесные в верхнем ярусе, так и кустарниковые растения могут полностью смыкаться кронами.

Наибольшие изменения травянистой растительности происходят на ранних стадиях сукцессии. В это время травостой сильно деградирует. В дальнейшем снижение плотности верхнего яруса и значительное ослабление конкуренции со стороны корневых систем стареющих популяций кустарников создают условия для быстрого восстановления травостоя. Появление просветов в верхнем пологе способствует развитию светолюбивых видов трав. При этом происходит значительное обогащение видового состава. Однако характер растительности претерпевает значительные изменения. В травяном покрове происходят вытеснение видов луговой группы, развитие лесных элементов, постепенная мезофилизация растительности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 300—447.

Бережной А. В., Бережная Т. В., Григорьевская А. Я., Двуреченский В. Н. Степи Центральной Черноземной России: прошлое, настоящее, будущее // Вопросы степеведения. Оренбург, 2000. С. 70—81.

Двуреченский В. Н. Особенности охраны растительных сообществ в антропогенных изолятах среднерусской лесостепи // Матер. Российско-Украинской науч. конф. М., 1995. С. 67—69.

Добролюбова Т. В. История заповедника «Приволжская лесостепь» // Тр. зап. «Приволжская лесостепь». Пенза, 1999. Вып. 1. С. 7—11.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 6. С. 818—830.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г. Основные теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. 1992. № 4. С. 3—9.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1999. 316 с.

Камышев Н. С. К географии, фитоценологии и эволюции лесостепного комплекса // Тр. Центрально-Черноземного заповедника. Вып. 8. Воронеж, 1965. С. 107—115.

Келлер Б. А. Из области черноземно-ковыльных степей // Ботанико-географические исследования в Сердобском уезде Саратовской губернии. Казань, 1903. 130 с. (Тр. О-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. Т. 37. Вып. 1).

Краснитский А. М. Естественное распространение деревьев и кустарников на некосимой залежи в Центрально-Черноземном заповеднике // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 2. С. 212—224.

Крашенинников И. М. Географические работы. М., 1951. 600 с.

Кудрявцев А. Ю. Общая характеристика растительности «Островцовской лесостепи» // Матер. науч.-практ. конф. «Роль ООПТ в сохранении биоразнообразия». Чебоксары; Казань, 2000. С. 138—141.

Кудрявцев А. Ю. Общие тенденции динамики растительности лесостепного комплекса Приволжской возвышенности в условиях абсолютно заповедного режима // Матер. науч.-практ. конф. «Изучение и охрана природы лесостепи». Тула, 2002. С. 33—36.

Кудрявцев А. Ю. Восстановительная динамика древесно-кустарниковой синузии лесостепного комплекса // Матер. III Междунар. симп. «Степи северной Евразии». Оренбург, 2003. С. 294—297.
Логофет Д. О. Сукцессионная динамика растительности: классические концепции и современные модели // Экология России на рубеже 21-го века. М., 1999. С. 70—98.
Мильков Ф. Н. Лесостепь русской равнины. Опыт ландшафтной характеристики. М., 1950. 296 с.
Мильков Ф. Н. Природные зоны СССР. М., 1977. 346 с.
Разумовский С. М. Избранные труды. М., 1999. 560 с.
Рыжков О. В., *Рыжкова Г. А.* Анализ динамики распространения деревьев и кустарников на залежи Казацкого участка Центрально-Черноземного заповедника по материалам картографирования 1970, 1980 и 1999 годов // Тр. Асс. ООПТ Центрального Черноземья России. Тула, 2000. Вып. 1. С. 136—146.
Чистякова А. А. Кустарниковая растительность заповедника «Приволжская лесостепь» и ее роль в процессах залесения степей // Бюл. Самарская Лука. Самара, 1993. № 4. С. 94—110.

SUMMARY

Some aspects of the restoration dynamics of the forest-steppe vegetation are discussed. The data on the dynamics of the ground cover and stand composition of forest-steppe complex ecosystems are given. The complete succession cycle is described by 8 main stages, from a woodless grass area up to an ultimate timber stand. All stages of bush and forest succession after destruction are considered in the proposed dynamic scheme.

УДК 581.526.42 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 8

© Д. И. Назимова, Д. М. Исмаилова

НАПРАВЛЕНИЕ И СКОРОСТЬ ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ СУКЦЕССИЙ В ЗОНЕ КОНТАКТА ЧЕРНЕВЫХ И ПОДТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ (ЗАПАДНЫЕ САЯНЫ)

D. I. NAZIMOVA, D. M. ISMAILOVA. DIRECTION AND RATE OF SECONDARY SUCCESSIONS IN CONTACT ZONE OF CHERN AND SUBTAIGA FORESTS (WEST SAYAN)

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Академгородок, 50, строение 28
Факс (3912) 433686
E-mail: dismailova@mail.ru, inpov@mail.ru
Поступила 19.07.2006
Окончательный вариант получен 09.11.2006

Использованы количественные и качественные методы для оценки направления и скорости сукцессии в производных пихтово-осиновых лесах Западного Саяна. Для определения направления сукцессии анализировались повторные таксационные описания, данные многократного картирования всех ярусов — древостоя, подлеска, синузий травяного покрова, на постоянных пробных площадях за 40-летний период. Для оценки общих изменений в видовом составе сообществ использовались: индекс скорости сукцессии, коэффициент различия Сёренсена, индекс видового разнообразия Шеннона. Изменения в обилии видов травяного покрова представлены в виде полуколичественной графической модели, на которой отражена скорость сукцессии. Такое интегральное представление дает достаточно полную картину сукцессионной динамики сообществ и позволяет прогнозировать их биоразнообразие при разном составе эдификаторов на каждом этапе смен. Результаты представляют интерес и для прогнозной оценки состава, структуры и устойчивости хвойных и лиственных формаций в современном климате.
Ключевые слова: направление и скорость сукцессии, производные черневые леса, динамика фитоценотической структуры.

Исследования на постоянных участках являются наиболее признанным методом изучения динамики растительных сообществ. Стационарные наблюдения дают представления о непрерывном развитии фитоценозов, сукцессионных сменах, механизмах устойчивости сообществ и принципах их структурно-функциональной орга-

низации (Назимова, Ермоленко, 1980; Дыренков, 1984; Bakker et al., 1996; Маслов, 2002; Москалюк, 2004). Детальные исследования включают традиционные (повторные таксационные и геоботанические описания, картирование древостоя, подлеска, синузиальной структуры травяного покрова) и математические методы обработки данных, что позволяет комплексно оценить направление и скорость сукцессии. При изучении динамики растительности в последнее время большое внимание уделяется изучению смен видов, а не только растительных сообществ (Василевич, 1993). Наиболее полному пониманию динамического процесса способствуют наблюдения как за сменами видов и их группами, так и за пространственным изменением структуры сообществ во времени, сменами самих растительных сообществ.

Цель работы — выявление направлений и оценка скорости протекания восстановительной сукцессии за 40-летний период в производных низкогорных пихтово-осиновых лесах, типичных для границы черневого пихтово-осинового и подтаежного сосново-лиственничного высотных поясов. Объект интересен тем, что представляет собой экотон, состоящий из мозаики осинников и смешанных лесов разного состава, с участием пихты, березы, осины, сосны и кедра, сформировавшихся в одном типе лесорастительных условий после бессистемных вырубок 70—80-летней давности. Исходным типом леса был черневой осинник с пихтой крупнотравно-широкотравно-папоротниковый, самый распространенный в низкогорьях черневого пояса Западных Саян. Более детальная характеристика состава и фитоценотической структуры опубликована ранее (Назимова, Исмаилова, 2005; Исмаилова, Назимова, 2006).

Объекты и методы исследования

Исследования восстановительной динамики производных черневых пихтово-осиновых лесов в зоне контакта черневых лесов и подтайги проводились на опытных экспериментальных участках Ермаковского стационара Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН (Западные Саяны, хр. Кулумыс и его предгорья, именуемые Китаевой горой, 53°08′ с. ш., 92°54′ в. д., абсолютная высота 370—400 м). С 1966 по 2005 г. здесь проводились регулярные геоботанические и таксационные описания (Сукачев, Зонн, 1961; Программа.., 1966; Полевая геоботаника, 1972). Изучалась пространственная структура фитоценозов с использованием дополнительных экспериментальных методов (рубка ухода за кедром). В комплексе с лесоводами выполнено картирование горизонтальных проекций крон деревьев, кустарников, травяного покрова в масштабе 1 : 100, для чего вся площадь разбивалась на квадраты 25 м^2. По ним велся и учет проективного покрытия, жизненности видов, ярусной структуры травяного покрова. Путем учета подрост на площадках, а также визуально оценивалось состояние естественного возобновления хвойных и лиственных пород. Латинские названия видов приведены в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995) и «Конспекта флоры Сибири» (2005).

Для оценки фактических изменений в видовом составе сообществ между двумя датами наблюдения было использовано Евклидово расстояние (*ED*) (Foster, Tilman, 2000):

$$ED = \left[\sum_{k=1}^{n} (p_{k_2} - p_{k_1})^2 \right]^{1/2},$$

где n — число видов, p_{k_1}, p_{k_2} — доля k-го вида в обилии сообщества в первый и следующий год наблюдения. Фактически Евклидово расстояние является длиной

n-мерного вектора, координаты начала и конца которого описывают две точки в n-мерном пространстве. В нашем случае этими точками являются описания травяного покрова в сообществе с учетом их обилия в первый и второй годы наблюдения.

Индекс скорости сукцессии — количественный показатель, интегрально описывающий структуру, функционирование и развитие сообществ (Jassby, Goedman, 1974; Williams, Goldman, 1975; Lewis, 1978). Для оценки восстановительной сукцессии нами использовался индекс скорости сукцессии (RS), рассчитываемый на основе Евклидова расстояния (Kirillov, 2001):

$$RS = \left[\sum_{k=1}^{n} (p_{k_2} - p_{k_1})^2\right]^{1/2} \Big/ (t_2 - t_1),$$

где $(t_2 - t_1)$ — интервал времени между двумя наблюдениями. Значения индекса всегда > 0 и обычно $\ll 1$.

Изменения в видовом составе оценивались с помощью коэффициента различия Сёренсена (S) (Foster, Tilman, 2000):

$$S = 1 - [2C/(s_2 + s_1)],$$

где C — число общих видов в сообществе между двумя датами наблюдения, s_2 — число видов в первый год наблюдения, s_1 — число видов во второй год наблюдения. Для количественного определения изменения видового разнообразия травяного покрова с 1966 по 2005 г. мы использовали индекс видового разнообразия Шеннона, учитывающий одновременно и выравненность, и видовое богатство (Magurran, 1988; Лебедева и др., 1999; Roberts, Zhu, 2002):

$$H' = -\sum p_i \log_2(p_i),$$

где p_i — доля участия i-го вида в проективном покрытии сообщества.

Каждый показатель отражает различные аспекты изменения растительных сообществ в ходе восстановительной динамики.

Результаты и их обсуждение

В связи с постепенным направленным изменением среды в ходе сукцессии создается временной градиент условий обитания растений, в пределах которого каждый вид занимает определенное положение.

Анализ изменений, происходящих в составе и структуре сообществ, проведен на примере развития молодняков на 3 постоянных пробных площадях (ППП) (А-III, А-I, С-I) размером 0.25 га. Возраст их в 1966 г. составлял 30—40 лет. На контрольных ППП А-III, А-I сообщества восстанавливались естественным путем, а на ППП С-I проведен эксперимент по созданию из смешанного насаждения припоселкового кедровника с помощью рубок ухода за кедром в два приема — в 1966 и 1985 гг. Сообщества до рубки принадлежали к одному типу леса и находились в непосредственной близости друг от друга. В 1966 г. они характеризовались сходством состава доминантов древесного (см. таблицу) и травяного яруса (*Matteuccia struthiopteris*),[1] *Athyrium filix-femina*, *Brunnera sibirica*, *Anemone baicalensis*. Общее

[1] Названия растений даны по С. К. Черепанову (1995).

Таксационная характеристика сообществ
на постоянных пробных площадях участка Китаева гора

№ ППП	Год	Состав	*A*, лет	$N_{всех}$	$N_к$	*H*, м	$D_{1,3}$ ср, см	*M*, $м^3 \cdot га^{-1}$
А-III	1966	7Ос2Б2П,С+К	30—40	1144	140	12	14.2	100
	1984	6Ос2Б1К1С ед.П	50—60	624	184	17.2	20.5	216
	2005	4Ос3К2Б1С ед.П	75—80	320	152	18.6	37.4	226
А-I	1966	5Ос2Б2П1К+С	30—40	3472	328	11.5	15.6	106
	1984	I ярус: 7Ос2Б1К+П ед.С	50—60	3392	296	17.5	19	320
		II ярус: 7П2К1Б ед.Ос						
	2005	I ярус: 5Ос2П2Б1К	75—80	1508	212	23.5	35	270
		II ярус: 7П2К1Б						67
С-I	1966	5Ос2П1К2Б+С	30—40	3436	—	6.7	6.2	70.8
	1988	9К1Бед.П	50—70	336	240	—	—	110
	2005	9К1Б ед.С+Пх	70—90	372	240	20.2	32.2	173

Примечание. *A* — возраст древостоя; $N_{всех}$ — число стволов, экз. $га^{-1}$; $N_к$ — число стволов подроста кедра, экз. $га^{-1}$; *H* — средняя высота, м; $D_{1,3}$ — таксационный диаметр, см; М — запас древесины $м^3 \cdot га^{-1}$.

число видов трав на ППП составляло 30—50 видов. Коэффициент различия Сёренсена по видовому составу травяного покрова сообществ в 1966 г. составлял 0.3—0.4. Однако в структуре древесного яруса были четкие различия в густоте стволов — втрое выше на А-I, С-I, чем на А-III, — и количестве подроста пихты (см. таблицу).

Следует обратить внимание на то, что доля кедра по запасу невелика, численность его подроста составляла всего 140—328 экз. $га^{-1}$. По данным старожилов, кедр никогда ранее не произрастал в черневых осинниках и появился относительно недавно, значительно позже пихты.

40-летние наблюдения на постоянных пробных площадях в зоне контакта черневых и подтаежных лесов позволили выявить два направления восстановительной сукцессии, протекающих с разной скоростью: 1 — восстановление через осиновую фазу с плавным характером сукцессии, 2 — восстановление через пихтово-осиновую фазу с волнообразным характером сукцессии. Оба пути характерны для зоны контакта подтаежного и черневого высотных поясов.

Рассмотрим первый вариант естественного восстановления. Постоянная пробная площадь А-III на 1966 г. представляла среднесомкнутый осинник крупнотравно-папоротниковый (7Ос2Б1П, С+К) в возрасте 30—40 лет, с заметно развитым ярусом подлеска.

Результаты картирования горизонтальных проекций крон древостоя и подлеска (рис. 1) отражают неравномерность размещения видов деревьев и кустарников по площади. Ярко выраженная куртинность характерна для молодого кедра и сосны. Более размытые группировки свойственны березе и особенно осине, особи которой повсюду продуцируют большое количество энергично растущих корневых отпрысков. Подлесок средней густоты, 2-ярусный, образован из черемухи, ивы козьей, спиреи дубровколистной, малины, калины, рябины и красной смородины. Тенденция куртинного размещения характерна для ивы и черемухи, доминирующих в подлеске и достигающих максимального развития в «окнах». Спустя 18 лет с возрастанием эдификаторной роли осины подлесок изреживается, черемуха и особенно ивы угнетены и частично отмирают.

На рис. 2 представлена синузиальная структура травяного покрова по материалам картирования в 1966 г., через 18 и через 40 лет. На первых этапах сукцессии травяной покров отличался мозаичностью сложения. Согласно В. Н. Сукаче-

А *Б*

Древостой

--- 1 -·-· 2 —— 3 ······· 4 —··— 5

Подлесок

--- 1 —— 2 ········ 3 —··— 4 -·-· 5

··-· 6 —··— 7

Рис. 1. Динамика структуры древесного и кустарникового яруса в осиннике крупнотравно-папоротниковом (А-III).

А — 1966 г., *Б* — 1984 г. Древостой: *1* — осина, *2* — береза, *3* — кедр, *4* — сосна, *5* — пихта. Подлесок: *1* — черемуха, *2* — ива козья, *3* — рябина, *4* — калина, *5* — смородина красная, *6* — малина, *7* — спирея дубровколистная.

ву (1954), к подобным мозаикам применим термин синузии. Материалы картирования травяного покрова позволили выделить 3 хорошо различимых элемента горизонтальной морфоструктуры, отличных по составу доминантов, мощности сложения и высоте: крупнотравно-широкотравно-папоротниковая синузия (*Aconitum septentrionale*, *Brunnera sibirica*, *Matteuccia struthiopteris*, *Athyrium filix-femina*, *Pteridium aquilinum* и др.), лабазниково-широкотравно-разнотравная (*Filipendula ul-*

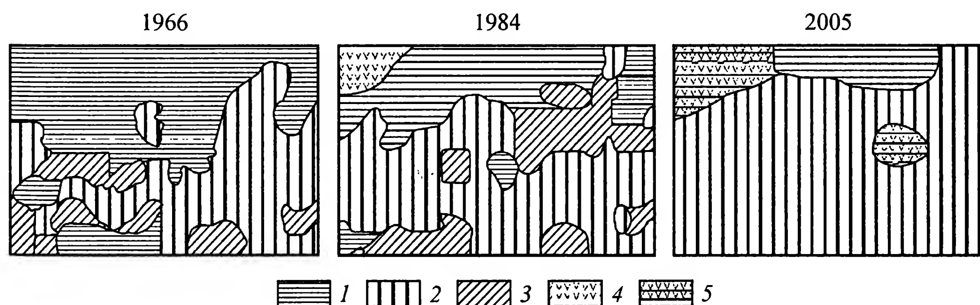


Рис. 2. Структура травяного покрова в осиннике крупнотравно-папоротниковом (А-III).

Синузии: *1* — лабазниково-широкотравно-разнотравная, *2* — крупнотравно-широкотравно-папоротниковая, *3* — орляково-злаково-широкотравная, *4* — осочковая, *5* — злаково-осочковая.

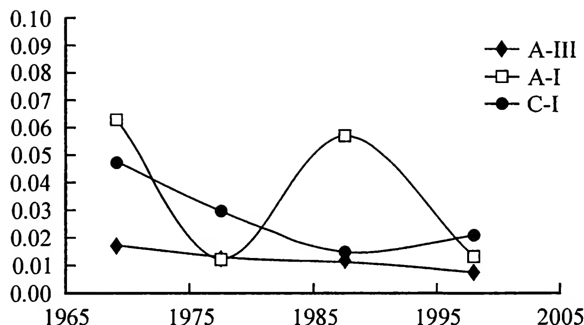


Рис. 3. Изменение скорости сукцессии в сообществах с 1966 по 2005 г.
По оси ординат — скорость сукцессии, год$^{-1}$; по оси абсцисс — годы.

maria, *Brunnera sibirica* и др.) и орляково-злаково-широкотравная (*Pteridium aquilinum*, *Brachypodium pinnatum*, *Milium effusum*, *Brunnera sibirica*). Общее проективное покрытие составляло 90 %, высота от 1.2 до 0.7 м.

К 2005 г. структура травяного покрова выравнивается, доминирует крупнотравно-широкотравно-папоротниковая синузия (доля неморального широтравья постепенно снижается), захватывающая площади других синузий, образовывая почти монолитный контур. Следы нарушенности антропогенными факторами почти исчезают, однако роль мезофильной осочки большехвостой (*Carex macroura*) возрастает. Та же тенденция к расширению ареала и доминирования осочки прослеживается и за пределами ППП А-III в верхней части склона и на гриве Китаевой горы.

Ход сукцессии в случае естественного восстановления сообществ через стадию мелколиственного леса (вариант А-III) носит постепенный характер (рис. 3), и на временно́м интервале 1966—2005 гг. скорость сукцессии постепенно снижается с 0.017 до 0.007. Усиление корневой конкуренции за элементы минерального питания с активно растущими особями осины приводит к некоторому изреживанию травяного покрова и снижению его высоты. Снижается обилие борца северного (*Aconitum septentrionale*) с 15 до 5 %, брунеры сибирской (*Brunnera sibirica*) с 20 до 7 %, страусника чернокоренного (*Matteuccia struthiopteris*) с 60 до 40 %. На первых этапах восстановления из состава травостоя выпадают сорные виды *Agrimonia pilosa*, *Geum aleppicum*, *Plantago media*, *Prunella vulgaris*, занесенные с окрестных троп.

Благодаря стабилизации состава и выравниванию горизонтальной структуры древостоя, подлеска и травяного покрова на более поздних этапах восстановления скорость сукцессии замедляется до 0.007. Видовой состав подлеска не меняется. Хотя высота и жизненность кустарников на большей части пробы снижается, плодоношения не отмечается.

Постоянство основных элементов строения вертикальной и горизонтальной структуры и флористического состава видов свидетельствует об их устойчивости на протяжении 40 лет наблюдения, начиная с 30-летнего возраста. Не отмечается в осиннике и накопления подроста хвойных пород.

На ППП А-I восстановление происходило через пихтово-осиновую фазу. На момент первого описания сообщество представляло осинник с крупным подростом пихты папоротниково-широкотравный (5Ос2Б2П1К+С). Древостой отличался высокой сомкнутостью и большой густотой, число стволов при пересчете на гектар составляло 3472 экз. (см. таблицу), что в 3 раза выше, чем на соседнем участке (А-III). При столь высокой эдификаторной роли древесного яруса и пихтового под-

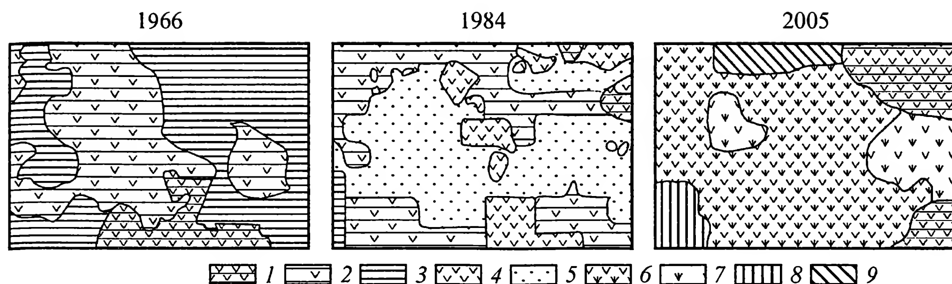


Рис. 4. Структура травяного покрова в осиннике с пихтой (А-I) папоротниково-широкотравном (1966).

Синузии: *1* — осочково-широкотравная, *2* — осочково-широкотравная рыхлопокровная, *3* — папоротниково-широкотравная, *4* — осочковая, *5* — мертвопокровная, *6* — мелкотравно-осочковая, *7* — мелкотравно-осочковая рыхлопокровная, *8* — крупнотравно-папоротниковая, *9* — злаковая.

роста подлесок не формируется, единичны кусты черемухи, калины, волчьего лыка и спирей. Травяной ярус угнетен под сомкнутыми биогруппами пихт и представлен папоротниково-широкотравной и осочково-широкотравной синузиями, для последней характерен рыхлопокровный вариант, занимающий 40 % всей площади. Общее проективное покрытие травяного яруса 40 %, высота от 70 см до 20 см.

Синузиальная структура (рис. 4) трансформируется в связи с усилением влияния древесных пород (особенно пихты) от папоротниково-широкотравной (*Anemone baicalensis*, *Athyrium filix-femina*, *Matteuccia struthiopteris* и др.) и осочково-широкотравной рыхлопокровной (*Anemone baicalensis*, *Carex macroura* и др.) к мелкотравно-осочковой (*Oxalis acetosella*, *Cerastium pauciflorum*, *Carex macroura* и др.) и мелкотравной.

Скорость сукцессии на пробной площади А-I имеет волнообразный характер (рис. 3). Между 1966 и 1972 гг. скорость сукцессии составила 0.063. В этот период наблюдается увеличение обилия ветренницы байкальской, неморального реликта (*Anemone baicalensis*) с 25 до 50 % при снижении других неморальных видов: *Brunnera sibirica* — с 15 до 4 %, *Cruciata krylovii* — за счет конкуренции с *Anemone baicalensis*, поскольку виды занимают сходную экологическую нишу. Усиление роли пихты приводит к снижению обилия *Athyrium filix-femina* с 5 до 0.5 %, *Matteuccia struthiopteris* — с 5 до 0.5, *Pteridium aquilinum* — с 15 до 0.5 %. Эти виды сохраняются в крайне угнетенном состоянии.

В период между 1972 и 1984 гг. отмечается стабилизация соотношения видов в покрове, что выражается в замедлении темпа сукцессии до 0.012. Травяной покров постепенно изреживается в связи с активным ростом подроста пихты, увеличивается площадь рыхлопокровных и мертвопокровных участков. Пихта, формируя второй ярус древостоя, существенно изменяет фитосреду, ускоряет сукцессионный процесс до 0.057. В результате ее средообразующего воздействия возрастает затенение припочвенного подъяруса, изменяются тепловой режим и влажность воздуха. По данным В. Н. Лащинского (1969), основная масса корней пихты и осины сосредоточена в верхнем 50-сантиметровом слое почвы. Большая загруженность верхних горизонтов почвы при высокой полноте древостоя усиливает конкуренцию за влагу и элементы минерального питания. Ухудшение условий фитосреды обусловливает смену доминантов травяного покрова. В период между 1983 и 1992 гг. продолжается снижение роли неморальных элементов (*Anemone baicalensis* — с 55 до 10, *Brunnera sibirica* — с 10 до 0.5 %), видов крупных папоротников и крупнотравья. В условиях сильного затенения, подкисления почвы опадом пихтовой хвои и естественным отпадом отставших в росте деревьев формируется

пространство, благоприятное для активизации видов таежного мелкотравья. *Oxalis acetosella* увеличивает обилие с 1 до 10, *Stellaria bungeana* — с 0.5 до 3 %. Распространяясь преимущественно вегетативным, а не семенным путем, *Carex macroura* отличается очень агрессивной стратегией и, несмотря на отсутствие генеративных побегов, увеличивает обилие с 10 до 25 %, а в последующем до 30 %, входя в доминанты. В период с 1992 до 2005 г. сохраняется тенденция усиления роли таежного мелкотравья и осочки, в остальном структура покрова сохраняется и скорость сукцессии замедляется до 0.013.

Благодаря исследованиям на постоянных пробных площадях за темпами сукцессии в течение 40 лет мы наблюдаем *in situ* смену одного фитоценоза другим, отличным по составу и структуре древостоя и травяного яруса. Осинник с пихтой папоротниково-широкотравный сменяется к 2002 г. пихтово-осиновым лесом мелкотравно-осочковым, с последующим доминированием пихты в спелом возрасте.

На ППП С-I был проведен лесоводственный эксперимент по формированию припоселкового кедровника из смешанного молодняка (см. таблицу), внесший коррективы в ход восстановления сообщества. В 1966 и 1985 гг. вырублена основная часть осинового и пихтового полога с целью ухода за крупным подростом кёдра.

Необходимо подчеркнуть сходство видового состава на пробной площади С-I с контрольными участками. В 1966 г. коэффициент различия Сёренсена составлял 0.4. Первая рубка ухода максимально повлияла на скорость протекания сукцессии (рис. 3). Между 1966 и 1972 гг. ее значение достигло 0.047. Удаление верхнего полога пихты и осины в 1966 г. привело к возрастанию роли крупнотравья (*Angelica sylvestris*, *Phleurospermum uralense*) в первые годы и резкому скачку обилия неморальных реликтов: *Anemone baicalensis* с 25 до 70, *Brunnera sibirica* с 3 до 25 %. Одной из основных причин может быть сведение на нет конкуренции со стороны древесных пород за свет, влагу и элементы минерального питания. С увеличением сомкнутости древесного полога роль неморальных элементов, видов крупнотравья несколько ослабевает, а роль *Matteuccia struthiopteris*, *Athyrium filix-femina* остается почти без изменений. Скорость сукцессии снижается до 1990 г., но в последнее десятилетие вновь растет с усилением эдификаторной роли кедра. Сомкнутость его крон составляла в 1990 г 0.4, а в 2005 г. — 0.6. Таким образом, через 40 лет после рубок ухода подрост кедра стал доминировать на всей площади и успешно плодоносить. Роль доминантов покрова по-прежнему принадлежит крупным папоротникам, неморальному широкотравью, хотя горизонтальная структура претерпела за этот период существенную перестройку, обусловленную вырубкой и вновь формирующимся ярусом кедра. В целом синузиальная структура травяного покрова трансформировалась в направлении от папоротниково-широкотравной, местами рыхлопокровной, к крупнотравно-широкотравно-папоротниковой со снижением доли широкотравья (рис. 5).

С 1985 г. доминирующее положение сохраняется за видами крупнотравья, крупных папоротников. На последнем этапе отмечена активизация роста пихтового подроста, обусловливающая увеличение скорости сукцессии до 0.021.

Расчет коэффициента различия Сёренсена показал, что в процессе восстановительной сукцессии за 40 лет флористический состав фитоценозов изменился слабо как на контрольных, так и на экспериментальном участке (рис. 6).

Различия состава между началом наблюдения (1966 г.) и в 2005 г. в сообществах, восстанавливающихся естественным путем, составляют 0.2. На пробной площади С-I, где проводили рубки ухода за кедром, различие флористического состава максимально между 1966 и 1972 гг. и составляло 0.4, а затем постепенно убывало.

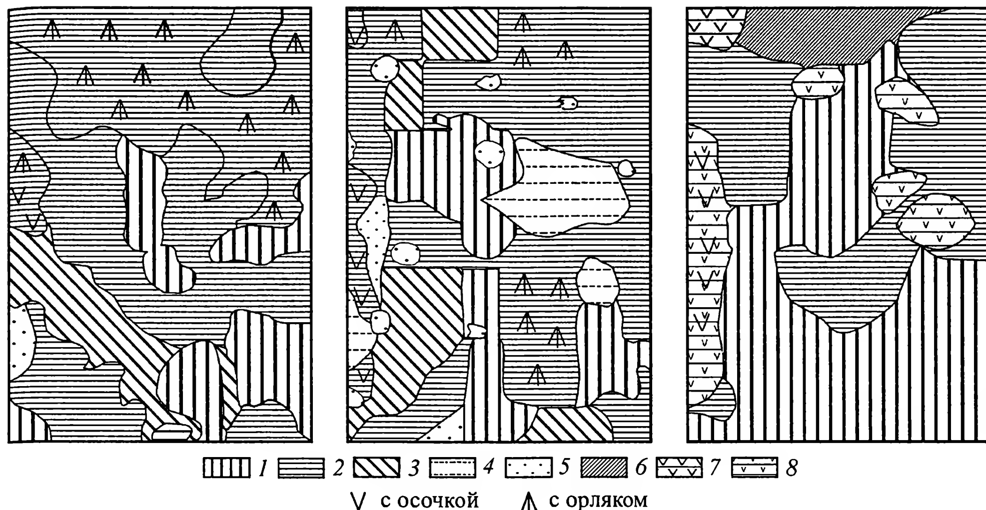


Рис. 5. Структура травяного покрова в кедровнике папоротниково-широкотравном (С-I).

Синузии: *1* — крупнотравно-широкотравно-папоротниковая, *2* — папоротниково-широкотравная, *3* — вейниково-папоротниково-широкотравная, *4* — широкотравная рыхлопокровная, *5* — мертвопокровная, *6* — крупнотравно-злаковая, *7* — широкотравно-мелкотравная рыхлопокровная, *8* — осочково-широкотравная.

Наши исследования подтвердили снижение видового разнообразия на начальных этапах сукцессии при сильной конкуренции со стороны древостоя (А-I), первой рубке ухода (С-I) и увеличение видового разнообразия на промежуточных ее этапах (рис. 7).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в ходе естественного восстановления направление и скорость сукцессии в наибольшей степени определяются эдификаторным ярусом. Изменения структурных элементов сообществ способствуют максимальной реализации ресурсного потенциала меняющейся среды, который используют все ярусы сообщества.

Обнаруживается циклический характер поведения отдельных видов. Например, орляк, который играет роль содоминанта на ранних и средних этапах сукцессии, в отдельные годы резко снижает обилие (с 10 до 3 %), а затем увеличивает его (до 12 %).

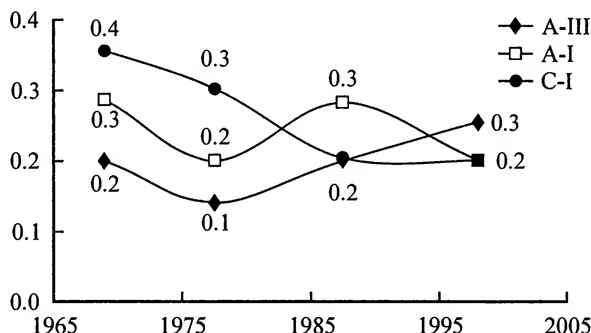


Рис. 6. Изменения видового состава сообществ в процессе сукцессии.

По оси ординат — коэффициент различия Сёренсена, по оси абсцисс — годы.

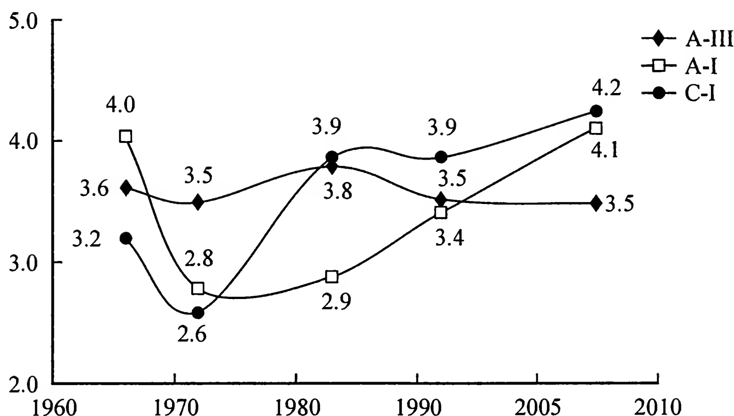


Рис. 7. Динамика видового разнообразия травяного покрова в сообществах за 40-летний период. По оси ординат — индекс Шеннона, по оси абсцисс — годы.

На первых этапах восстановительной сукцессии после рубки леса изреживание верхнего полога обеспечивает высокое обилие *Aconitum septentrionale*, *Pleurospermum uralense*, *Urtica angustifolia*. В случае сильного изменения фитоклимата, связанного с усилением конкуренции со стороны пихты, активизируется поведение видов таежного мелкотравья (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Stellaria bungeana*).

Группа широкотравья, представленная синузиями раннелетних эфемероидов, снижает жизненность на стадии приспевающих насаждений (А-I, С-I). Например, усиливаются позиции осочки на всех пробных площадях и в окружении экспериментального участка, что является признаком мезофитизации условий местообитания. Основной вклад в изменение среды вносит эдификаторная роль пихты (А-I) и кедра (С-I), но не исключено и влияние погодно-климатических условий последних двух десятилетий.

Новой, необычной для зоны контакта подтайги и черневых лесов, является синузия таежного мелкотравья (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Stellaria bungeana*), связанная с биогруппами пихты и в меньшей степени кедра. Моховой покров по-прежнему практически отсутствует.

Обнаружена тенденция усиления позиций темнохвойных пород, что подтверждает опубликованные данные о расширении ареала пихты в зоне контакта с подтайгой в Саянах (Коновалова, 2004).

Выводы

1. Индекс скорости сукцессии как элемент эмпирико-статистической описательной модели позволяет количественно оценить временны́е изменения состава и оценить скорость сукцессии.

2. Выявлено 2 варианта естественного восстановления сообществ: с плавным и волнообразным характером сукцессии.

3. Восстановление через пихтово-осиновую фазу приводит к скачкообразным изменениям в структуре сообщества, смене доминантов травяного покрова. Влияние пихты является запускающим механизмом сукцессии, ускоряющим изменения. Индекс скорости сукцессии колеблется в пределах от 0.012 до 0.067 в год.

4. При восстановлении через осиновую фазу сукцессии носит постепенный характер. Индекс скорости снижается с 0.017 до 0.007 в год.

5. Повторное вмешательство в ход естественного восстановления (C-I) ускоряет темп сукцессии на первых этапах до 0.047 с последующим замедлением до 0.015—0.021.

6. Фитоценотическая структура насаждений в одном типе лесорастительных условий находится под контролем древесного яруса и в первую очередь связана с мощными средообразующими свойствами пихты и кедра. Фитоценотическая структура осинника, пихтово-осинового леса и кедровника показывает сложный характер и динамическую природу. Вместе с тем флористический состав достаточно устойчив и в одном типе лесорастительных условий мало подвержен изменениям на протяжении 40 лет.

7. Использование традиционных методов оценки сукцессионных изменений и привлечение математического аппарата дают наиболее полную картину сукцессионной динамики сообществ и позволяют прогнозировать их биоразнообразие при разном составе эдификаторов на каждом этапе смен. Результаты представляют интерес и для прогнозной оценки состава, структуры и устойчивости хвойных и лиственных формаций при разных сценариях возможных изменений климата.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48-721).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 1—15.

Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л., 1984. 174 с.

Исмаилова Д. М., Назимова Д. И. Долговременна́я динамика фитоценотической структуры черневых пихтово-осиновых лесов. 2006.

Коновалова М. Е. Восстановительно-возрастная динамика низкогорных лесов Приенисейской части Восточного Саяна: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2004. 17 с.

Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / Сост. Л. И. Малышев, Г. А. Пешкова, К. С. Байков и др. Новосибирск, 2005. 362 с.

Лащинский Н. Н. Особенности фитоценотической структуры березово-пихтового леса в условиях Нижнего Приангарья // Структурно-динамические особенности фитоценозов Нижнего Приангарья. Новосибирск, 1969. С. 13—80.

Лебедева Н. В., Дроздов Н. Н., Криволуцкий Д. А. Биоразнообразие и методы его оценки: Учебное пособие. М., 1999. 95 с.

Маслов А. А. Сукцессионная динамика древостоя и нижних ярусов в послепожарном 100-летнем сосняке лишайниково-зеленомошном // Лесоведение. 2002. № 2. С. 23—29.

Москалюк Т. А. Фитоценотическая структура лесов на севере и юге Дальнего Востока: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 2004. 42 с.

Назимова Д. И., Ермоленко П. М. Динамика синузиальной структуры при восстановительных сукцессиях лесных биогеоценозов Сибири. Новосибирск, 1980. С. 54—87.

Назимова Д. И., Исмаилова Д. М. Долговременна́я динамика фитоценотической структуры низкогорных производных насаждений на границе подтайги и черневых лесов // Всероссийская конференция «Природная и антропогенная динамика наземных экосистем»: Матер. Всеросс. конф. Иркутск, 2005. С. 362—364.

Полевая геоботаника / Под ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. Л., 1972. 336 с.

Программа и методика биогеоценологических исследований / Под ред. В. Н. Сукачева, Н. В. Дылиса. М., 1966. 330 с.

Сукачев В. Н. Некоторые общие вопросы теоретической фитоценологии // Вопросы ботаники. М., 1954. С. 290—300.

Сукачев В. Н., Зонн С. В. Методические указания к изучению типов леса. М., 1961. 144 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

Bakker F. A., Olff H. J., Willems J. H., Zoebel M. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? // J. Veg. Sci. 1996. Vol. 7. P. 145—156.

Foster B. L., Tilman D. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach // Plant ecology. 2000. Vol. 146. P. 1—10.

Jassby A. D., Goldman C. R. A quantitative measure of succession rate and its application to the phytoplankton of lakes // American Naturalist. 1974. Vol. 10. P. 688—693.

Kirillov V. V. The analise of phytoplankton dynamics by the indices of succession rate // First Workshop on information technologies application to problems of biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia (BDENE : WITA-2001). Novosibirsk, 2001. P. 149—154.

Lewis W. M., jr. Analysis of succession in a tropical phytoplankton community and a new measure of succession rate // The American Naturalist 1978. Vol. 112(984). P. 401—414.

Magurran A. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton. 1988. 179 p.

Roberts M. R., Zhu L. Early response of the herbaceous layer to harvesting in a mixed coniferous-deciduous forest in New Brunswick, Canada // Forest Ecology and Management. 2002. Vol. 155. P. 17—31.

Williams N. J, Goldman C. R. Succession rates in lake phytoplankton communities // Verh. Internal. Verein. Limnol. 1975. Vol. 19. P. 808—811.

SUMMARY

Qualitative and quantitative methods were applied to estimate direction and rate of successions in secondary fir-aspen forests in lower West Sayan. The data of multiple mapping of tree and shrub layers and synusia of herbaceous layer were analyzed to define the direction of the successions. Index of succession rate, Sorenson's dissimilarity coefficient and Shannon index of species diversity were used. Changes in abundance of herbaceous cover are represented as a semiquantitative graphic model which reflects the succession rate. Such integral presentation is quite a compete portray of the space-temporal community dynamics. It allows to predict their diversity and suitability of coniferous and deciduous formations.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.736(470.5)

© М. С. Князев

АСТРАГАЛЫ (*ASTRAGALUS*, *FABACEAE*) СЕКЦИИ *CRACCINA* НА УРАЛЕ

M. S. KNYAZEV. *ASTRAGALUS* SECT. *CRACCINA* (*FABACEAE*) IN THE URALS

Ботанический сад Уральского отделения РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Поступила 23.05.2006
Окончательный вариант получен 22.01.2007

Описаны новый вид *A. silvisteppaceus* (эндемик островных лесостепей Среднего и Южного Предуралья) и новый подвид *A. clerceanus* subsp. *graniticus* (распространенный преимущественно на Среднем Урале). Приведен таксономический обзор видов секции *Craccina* рода *Astragalus* во флоре Урала, где она представлена 7 видами и подвидами, включая вновь описанные, а также *A. clerceanus* subsp. *clerceanus* (южноуральский эндемик), *A. arenarius* (европейский псаммофильный вид, находящийся в Предуралье на крайнем восточном пределе распространения), *A. tenuifolius* (субэндемичный, преимущественно средневолжско-южноуральский вид), *A. sulcatus*, *A. austriacus* s. str. (широко распространенные лесостепные виды). Дан ключ для определения видов секции этого региона. Обсуждается происхождение представителей секции *Craccina* в флоре Урала.
Ключевые слова: систематика, новый вид, новый подвид, *Astragalus*, секция *Craccina*, Урал.

Секция *Craccina* (Steven) Bunge рода *Astragalus* L. (около 20 видов) имеет наибольшее разнообразие в горах Средней Азии, а также сопредельных горных системах Южной Сибири и Монгольского Алтая. По всей видимости, горы Средней Азии были местом возникновения и первичного видообразования данной секции. Впоследствии некоторые ее представители распространились на значительные расстояния как в восточном (до Забайкалья и Северного Китая), так и в западном направлении (до Крыма и Средней Европы). Из 18 видов и подвидов, распространенных на территории бывшего СССР, в России известно 13 (с учетом описываемых *A. silvisteppaceus* и *A. clerceanus* subsp. *graniticus*), в том числе 7 на Алтае и 7 на Урале (Гончаров, Борисова, 1946; Васильева, 1987; Выдрина, 1994, Yakovlev et al., 1996). Таким образом, в Уральском регионе отмечается значительное разнообразие и имеется вторичный центр видообразования секции. Нами получены новые данные о таксономическом составе и распространении астрагалов секции *Craccina* на Урале, имеющие значение для изучения возникновения и расселения специфических (эндемичных и реликтовых) элементов петрофитно-степных и скальных ценофлор Уральской горной страны и истории формирования флоры данного региона в целом. В настоящей статье приведен обзор астрагалов секции *Craccina* во флоре Урала, составленный на основе критического изучения всех гербарных коллекций, имеющих значительные материалы по флоре Урала (LE, MW, MHA, SVER, PERM), а также собственных находок.

Genus *Astragalus* L., 1753, Sp. Pl.: 755, id., 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 335.

Subgenus *Cercidothrix* Bunge, 1868, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 11, 16 (Astrag. Geront. 1): 94; Гонч., 1946, во Фл. СССР 12 : 434; Л. И. Васильева, 1987, во Фл. европ. части СССР 6 : 66; Выдрина, 1994, во Фл. Сиб. 9 : 52.

Sect. *Craccina* (Steven) Bunge, 1868, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.), sér. 7, 11, 16 (Astrag. Geront. 1): 97; Гонч., 1946, во Фл. СССР 12 : 444; Л. И. Васильева, 1987, во Фл. европ. части СССР 6 : 66; Выдрина, 1994, во Фл. Сиб. 9 : 54.

Тип: *Astragalus austriacus* Jacq.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *CRACCINA* НА УРАЛЕ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

1. Цветки 15—17 мм дл., светло-пурпурные, розовые, в коротких, 5—7-цветковых кистях. Бобы 10—20 мм дл., 3.5—4 мм шир. Листочки в числе 2—6 пар, линейные, линейно-ланцетные, 1—2 см дл., оттопыренно короткоопушенные . . . . 1. *A. arenarius*.

\+ Цветки 5—13 мм дл., в более многоцветковых кистях. Бобы 5—25 мм дл., 2—3(3.5) мм шир. Листочки у наиболее развитых (средних) листьев в числе 6—10 пар, почти голые или прижато опушенные . . . . 2.

2. Цветки светло-пурпурные, около 5 мм дл. Листочки всех листьев линейные или у самых нижних линейно-ланцетные, равномерно и довольно густо с обеих сторон опушены прижатыми волосками; прилистники всех листьев почти доверху между собой сросшиеся, пленчатые, беловатые, у нижних листьев 2—5 мм дл. Цветоносы вместе с кистями в 1.5—3 раза превышают длину остальной части побега . . . . 7. *A. tenuifolius*.

\+ Цветки беловатые, синеватые, лиловые, 6—13 мм дл. Листочки сверху голые, снизу скудно опушенные; прилистники нижних листьев до 1/2—2/3 между собой сросшиеся, пленчатые, буроватые; средние и верхние прилистники свободные или лишь при основании сросшиеся, зеленые. Цветоносы вместе с кистями равны или короче длины остальной части побега . . . . 3.

3. Чашечка с шиловидными зубцами, в 1.5—3 раза короче трубки. Прицветники равны или длиннее цветоножек. Бобы косо вверх направленные, на нижней стороне (по спинному шву) глубоко вдавленные (сердцевидные в поперечном сечении) . . . . 4.

\+ Чашечка с треугольными зубцами, в 4—5 раза короче трубки. Прицветники значительно короче цветоножек. Бобы поникающие, на нижней стороне (по спинному шву) округлые — едва бороздчатые (овальные в поперечном сечении) . . . . 6.

4. Цветки в сильно вытянутых, рыхлых кистях, равных или в 1.5 раза короче (при плодах нередко длиннее) цветоносов, с флагом 7—8 мм дл. Бобы продолговатые, равнобокие, прямые, 8—11 мм дл., около 2 мм шир., с едва намеченной спинной перегородкой 0.1—0.3 мм шир. Вид солонцеватых степей, лишь редко встречающийся по скальным (чаще гипсовым) обнажениям . . . . 2. *A. sulcatus*.

\+ Цветки в продолговато-головчатых, затем рыхлеющих кистях, в 2—3 раза короче цветоносов, крупнее, с флагом 8—13 мм дл. Бобы кривобоко-продолговатые, нередко слегка серповидные, 8—20 мм дл., 2—3 мм шир., с более широкой спинной перегородкой 0.3—1.2 мм шир. Скальный, петрофитный вид . . . . 3. *A. clerceanus* s. l. . . . . 5.

5. Цветоножки 0.5—1 мм дл., при плодах 1 мм дл. (меньше или равны поперечнику оси соцветия). Бобы 12—20 мм дл., 2.5—3.0 мм шир., по спинному шву с перегородкой 0.8—1.2 мм шир., по верхнему (брюшному) шву прямые, реже вогнутые (признак, проявляющийся у наиболее крупных бобов 18—20 мм дл.). Стебли прямостоячие или восходящие. Произрастает исключительно на известняках . . . . 3. *A. clerceanus* subsp. *clerceanus*.

\+ Цветоножки 1 мм дл., при плодах 1—2 мм дл. (на четверть—половину превышают поперечник оси соцветия). Бобы 8—18 мм дл., 2—2.5 мм шир., по спинному шву с перегородкой 0.3—0.8 мм шир., обычно по верхней стороне вогнутые. Стебли восходящие, приподнимающиеся. Избегает известняки . . . . 4. *A. clerceanus* subsp. *graniticus* subsp. nov.

6 (3). Бобы 8—15 мм дл., 2 мм шир., наиболее широкие в верхней трети, со спинной перегородкой 0.8—1.2 мм шир. Флаг 8—11 мм дл., 5—9 мм шир., широко-ромбически-эллиптический, с наибольшей шириной близ середины. Крылья на верхушке косо срезанные (угол к нижней стороне пластинки около 120°), с неглубокой выемкой (изредка цельные), с резко неравными лопастями (верхняя в 1.5—2 раза длиннее нижней лопасти). Цветоносы относительно короче — верхние почти равны или в 1.5 раза длиннее, а самые нижние в 2 раза превышают листья, из пазухи которых выходят (без учета длины кисти). Семена 1.7—2 мм дл. . . . . 6. *A. silvisteppaceus* sp. nov.

+ Бобы 6—8 мм дл., 1—1.5 мм шир., с наибольшей шириной близ середины, со спинной перегородкой 0.5—1.0 мм шир. Флаг 6—7.5 мм дл., 3.5—5 мм шир., обратнояйцевидный (с наибольшей шириной в верхней трети). Крылья почти прямо срезанные, с глубокой выемкой, делящей верхушку на примерно равные лопасти (верхняя равна или менее чем на треть длиннее нижней лопасти). Цветоносы в среднем длиннее — верхние в 2 раза, а самые нижние в 2—4 раза превышают листья, из пазухи которых выходят. Семена 1—1.5 мм дл. . . . . 5. *A. austriacus*.

1. *A. arenarius* L., 1753, Sp. Pl.: 759; Крылов, 1881, в Мат. к фл. Пермской губ. 2 : 71; Korsh., 1898, Tent. Fl. Ross. Or.: 114; Говорухин, 1937, Фл. Урала: 354; Гонч. и Борис., 1946, во Фл. СССР 12 : 456; Борис., 1964, в Маевский, Фл. Средн. полосы европ. части СССР, изд. 9 : 163; Chater, 1968, in Fl. Europ. 2 : 120; Л. И. Васильева, 1876, во Фл. европ. части СССР 6 : 67; Михайлова, 1989, в Опред. высш. раст. Башкир. АССР, 2 : 102; Князев, 1994, в Опред. сосуд. раст. Средн. Урала: 284; Yakovl. et al., 1996, Legum. North. Euras.: 127; Овеснов, 1997, Консп. фл. Пермск. обл.: 152.

Описан из Европы («In Angliae, Scaniae arena mobilis»).

Среднее Предуралье: Пермский край: серия местонахождений в долине р. Камы от г. Пермь до устья р. Белой, обособленно по левобережью верхнего течения р. Камы близ оз. Нахты (Овесно, 1997; Баранова и др., 1992); **Южное Предуралье**: Республика Башкортостан (по левобережью р. Камы у с. Саклово Краснокамского р-на — Михайлова, 1989) — Общ. распр.:[1] **Россия**: Европ. часть: Дв.-Печ., Прибалт. (Калининградская обл.), Лад.-Ильм., Верх.-Днепр. (Смоленская, Брянская области), Волж.-Кам. (Мордовия, Марий Эл, Удмуртия — преимущественно правобережье Камы), Верх.-Волжс., Волж.-Дон. (Самарская, Ульяновская, Пензенская области), Ниж.-Дон., Заволж. (Татарстан, Самарская обл.). **Восточная Европа: Белоруссия** (Верх.-Днепр.), **Эстония, Латвия, Литва. Украина**: Днепр., Причерн., Крым. Атл. Европа (Франция, Англия), **Средняя Европа** (исключая юг).

Европейский псаммофильный вид, на восток доходящий до Камы; в долине Камы довольно обычен как по левобережью, так и правобережью — в Удмуртии. Камские местонахождения, видимо, несколько (на 100—200 км) обособлены от основного ареала (рис. 1, *1*).

2. *A. sulcatus* L., 1753, Sp. Pl. 756; Korsch., 1898, Tent. fl. Ross. Or.: 109; Крыл., 1933, Фл. Зап. Сиб. 7 : 1647; Говорухин, 1937, Фл. Урала: 353; Гонч. и Борис., 1946, во Фл. СССР 12 : 451; Борис., 1964, в Маевский, Фл. Средн. полосы европ. части СССР, изд. 9: 164; Л. И. Васильева, 1987, во Фл. европ. части СССР. 6 : 67; Князев, 1994, в Опред. сосуд. раст. Ср. Урала: 283; Выдрина, 1994, во Фл. Сиб. 9 : 56; Yakovl. et al., 1996, Legum. North. Euras.: 130; Овеснов, 1997, Консп. фл. Пермск. обл.: 152; Рябинина, 1998, Консп. фл. Оренб. обл.: 74; Куликов, 2005, Консп. фл. Челябинск. обл.: 240.

Описан из Сибири («in Sibiria»).

Средний Урал. Пермский край: на юге, по гипсовым обнажениям вдоль рек Сылва и Ирень (Овеснов, 1997); Свердловская обл.: на юго-востоке, преимущественно в Каменском р-не по известняковым скалам или вдоль берегов солоноватых озер. **Южный Урал.** Республика Башкортостан: не часто, но почти повсеместно, исключая горно-лесные районы (Михайлова, 1989); Челябинская обл.: почти повсеместно, исключая горно-лесные районы; Оренбургская обл.: в северных районах (З. Н. Рябинина (1998) приводит *A. sulcatus* только для урочища Сор-Коль в Бе-

[1] Распространение видов на территории бывшего СССР указывается по районам «Флоры СССР», для обозначения которых использованы сокращения, общепринятые в отечественной таксономической литературе.

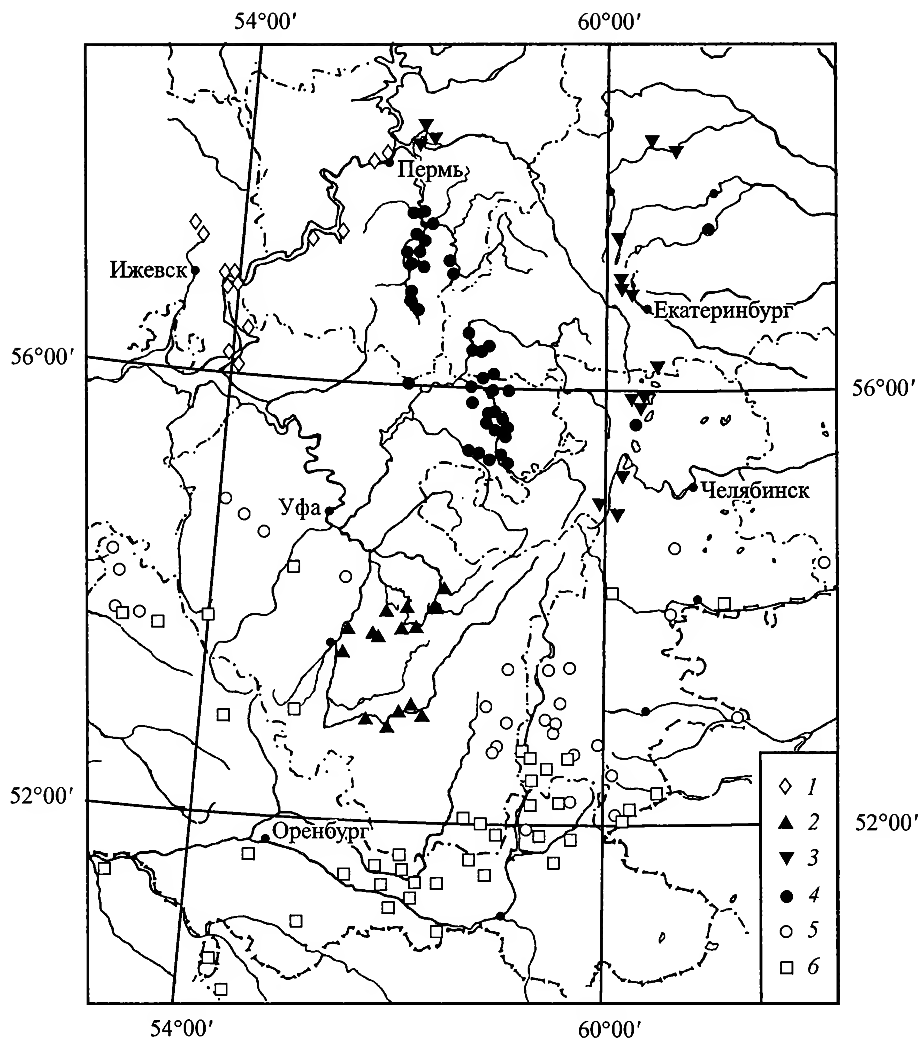


Рис. 1. Распространение некоторых видов секции *Craccina* рода *Astragalus* на Урале и сопредельных территориях.

1 — *A. arenarius*, *2* — *A. clerceanus* subsp. *clerceanus*; *3* — *A. clerceanus* subsp. *graniticus*; *4* — *A. austriacus*, *5* — *A. silvissteppaceus*, *6* — *A. tenuifolius*.

ляевском р-не, хотя в лесостепной зоне он встречается регулярно). — Общ. распр.: Россия, европ. часть: Волж.-Кам. (Кировская, Нижегородская обл.), Волж.-Дон., Ниж.-Дон., Заволж. (Татарстан, Самарская обл.), Нижн.-Волж. Зап. Сибирь: Верх.-Тоб., Ирт.; Вост. Сибирь: Анг.-Саян (юг); **Казахстан**: Ниж.-Волж. Восточная Европа: **Украина**: Днепр., Причерн., Крым. **Молдавия** (север). **Средняя Европа.** Балк.-Малоаз. (Балканы), **Ср. Азия. Казахстан**: Арало-Касп. (север). Прибалх. (север) **Монголия.**

3. *A. clerceanus* Iljin et H. Kraschen, subsp. *clerceanus* 1924, Not. Syst., 5 : 113, p. p. incl. typo; Гонч. и Борис., 1946, во Фл. СССР 12 : 450, p. p.; Chater, 1968, in Fl. Europ. 2 : 120, p. p.; Л. И. Васильева, 1987, во Фл. европ. части СССР. 6 : 67, p. p.; Yakovl. et al., 1996, Legum. North. Euras.: 128, p. p.

Тип: «Jugum uralense Ufa, distr. Sterlitamak, in saxosis calcareis apricis in valle fl. Jamantasch, 4 VIII 1915, M. M. Iljin» (LE).

Южный Урал. Республика Башкортостан: по известняковым обнажениям в долине р. Белая на протяжении более 100 км от с. Старосубхангулово до с. Сыртланово (не менее 10 популяций), системе правобережных притоков среднего течения р. Белая: рек Мендым, Зилим, Зиган, Инзер (около 15 местонахождений). Указания для севера Башкирии (Аскинский, Мечетлинский районы) (Михайлова, 1989; Кучеров, 2001) относятся к описываемому ниже виду *A. silvisteppaceus*, для Свердловской, Пермской и Челябинской областей (Князев, 1994; Овеснов, 1997; Куликов, 2005) относятся к описываемому ниже *Astragalus clerceanus* subsp. *graniticus*. — Общ. распр.: эндемик Южного Урала (рис. 1, *2*).

С момента описания *A. clerceanus* (Ильин, Крашенинников, 1924) данные о распространении этого вида были существенно уточнены (Горчаковский, 1969, 1988, 1996; Горчаковский, Шурова, 1982; Михайлова, 1989; Князев, 1994; Кучеров, 2001; Куликов, 2005). В настоящее время установлено, что его ареал распадается на два фрагмента. Южный фрагмент компактный, охватывает южную часть бассейна р. Белая; северный фрагмент представляет серию разрозненных местонахождений по долинам рек Чусовая, Тагил и некоторым сопредельным территориям, а также по восточным предгорьям северной части Южного Урала. Предпринятые нами специальные изыскания в районах, промежуточных между этими двумя фрагментами ареала (в долинах рек Ай, Юрюзань, Уфа и их притоков), показали полное отсутствие здесь *A. clerceanus*. Наши исследования позволяют вполне уверенно утверждать, что распадание ареала на два фрагмента отражает реальную картину распространения вида. Интересно, что в двух частях ареала заметно изменяются геохимические предпочтения *A. clerceanus*. В южном фрагменте ареала *A. clerceanus* произрастает исключительно на известняках, избегая гипсы, широко распространенные в пределах этого района. В северной части ареала *A. clerceanus* отмечен на гранитах, сиенитах, миаскитах, серпентинитах, гипсах, кальцийсодержащих сланцах. Исследование значительного гербарного материала (LE, SVER, MW, UFA, PERM) позволило нам установить, что северные образцы устойчиво отличаются от южных (в том числе от типа) более узкими, изогнутыми бобами, с более узкой спинной перегородкой, более длинными цветоножками и др. По нашему мнению, северный вариант может быть описан как особый подвид.

4. A. clerceanus Iljin et H. Kraschen. subsp. graniticus Knjasev subsp. nov. — *A. clerceanus* Iljin et H. Kraschen., 1924, Not. Syst., 5 : 113, p. p. excl. typo, quoad pl. invent. in Ural Med.; Гонч. и Борис., 1946, во Фл. СССР. 12 : 450, p. p.; Chater, 1968, in Fl. Europ. 2 : 120, p. p.; Горчаковский, 1969, в Основ. пробл. ист. фитогеогр. Урала: 109, p. p., quod pl. invent. in Ural Med.; Л. И. Васильева, 1987, во Фл. европ. части СССР. 6 : 67, p. p; Князев, 1994, в Опред. сосуд. раст. Ср. Урала: 283; Yakovl. et al., 1996, Legum. North. Euras.: 128, p. p.; Овеснов, 1997, Консп. Фл. Пермск. обл.: 152; Куликов, 2005, Консп. фл. Челяб. обл.: 238. — *A. austriacus* auct. non Jacq.: Игошина, 1925, в Изв. НИИ и биол. станции при ПГУ. 4, 5 : 224.

Planta perennis; caules 20—70 cm lg., numerosi, recti, arcuatim ascedenti vel prostrati. Folia infra longipetiolata, foliolis obovatis; folia media brevipetiolata, foliolis ellipticis, apice emarginatis, 5—8-jugis, supra glabris subtus subglabris, appresse pilosis; folia superiora subsessilia, foliolis lanceolato-linearis. Pedunculi 1.5-plo foliis longiores, racemi sparse capitati, dein elongati; bracteae lanceolatae, 2 mm lg.; pedicelli 1—2 mm lg., longitudine diametr axis inflorescentiis subaequalis (fructificatione quadrante — sesqui superantibus); calyx campanulatus, 3—3.5 mm lg.; tubus oblique truncatus, dentibus su-

bulatis, 0.5—1.5 mm lg.; vexillum 8—12 mm lg., 5—7 mm lt., albidum vel pallide violascens, lamina oblongo-ovata, apice paulo emarginata; alae albidae, 7—9 mm lg., lamina oblonga, 4.5—6.5 mm lg., ungue filiformi 2—2.5-plo breviore, apice oblique truncata, paulo emarginata; carina 4.5—6 mm lg. Legumina erecto-patentia vel vaga (interdum aliquanto nutanta), oblongo-lanceolata, 8—18 mm lg., 2—2.5 mm lt., paulo falcata, adventrem (suturae superae) plus minusve concava, dorso secundum profundo retusa (transverse sectus cordata), semibilocularia, dissepimento dorsali 0.3—0.8 mm lt., matura fusca. Semina oblonga, 1.5 mm lg. (fig. 2, *3*).

Typus: «Prov. Sverdlovsk (Ekaterinburg), Verchnyaya Salda distr., ad rupibus talco-chloritis dextris fl. Tagil, Gora Plyaschatiha inter pag. Tagiljskij et Morschinino, 30 VII 2000, M. Knjasev» (holotypus — LE; isotypus — SVER).

Affinitas. Ab. *A. clerceano* Iljin et H. Krasch. subsp. *clerceano* leguminibus angustioribus, 2—2.5 mm lt., plus minusve falcatis, adventrem concavis, dissepimento dorsali angustioribus, 0.3—0.8 mm lt. (nec 2.5—3 mm lt., rectis, dissepimento dorsali 0.8—1.3 mm lt.), pedicellis longioribus (fructificatione 1.5—2 mm lg., nec 1 mm lg.) differt.

Многолетнее растение с многочисленными прямыми, дуговидно восходящими или распростертыми стеблями, 20—70 см дл. Нижние листья длинночерешковые, с обратнояйцевидными листочками, средние короткочерешковые, с эллиптическими, на верхушке выемчатыми, 5—8-парными, верхние листья почти сидячие, с линейно-ланцетными листочками. Цветоносы в 1.5 раза превышают листья, с рыхло-головчатой, затем вытягивающейся кистью; прицветники 2 мм дл.; цветоножки 1—2 мм дл. (равны, а при плодах на четверть—половину превосходят поперечник оси соцветия, обычно длиннее зубцов чашечки); чашечка колокольчатая, 3—3.5 мм дл., с косо усеченной трубкой, с шиловидными зубцами, 0.5—1.5 мм дл.; флаг 9—12 мм дл., 5—7 мм шир., беловатый или бледно-лиловый, с продолговато-яйцевидной пластинкой, на верхушке слегка выемчатой; крылья беловатые, 7—8 мм дл., с продолговатой пластинкой 4.5—6.5 мм дл. и нитевидным ноготком, в 2—2.5 раза ее короче, на верхушке косо срезанные, слегка выемчатые; лодочка 4.5—6 мм дл. Бобы косо вверх направленные или горизонтально отклоненные (иногда несколько поникающие), продолговато-ланцетные, 8—18 мм дл., 2—2.5 мм шир., слегка серповидные, по верхнему (брюшному) шву более менее вогнутые, по нижнему шву продольно глубоко вдавленные (в поперечном сечении сердцевидные), полудвугнездные, с перегородкой по спинному шву 0.3—0.8 мм шир., зрелые бурые. Семена продолговатые, 1.5 мм дл. (рис. 2, *3*).

Тип: «Свердловская обл., Верхне-Салдинский р-н, талько-хлоритовые скалы, гора Пляшатиха по правому берегу р. Тагил между пос. Тагильский и с. Моршинино, 30 VII 2000, М. С. Князев» (голотип — LE; изотип — SVER).

Родство. От *A. clerceanus* subsp. *clerceanus* отличается более узкими, 2—2.5 мм шир., обычно слегка серповидно изогнутыми (вогнутыми по верхней стороне) бобами (а не 2.5—3 мм шир., по верхней стороне прямыми или выпуклыми), с более узкой (0.3—0.8 мм шир., а не 0.8—1.2 мм шир.) перегородкой по спинному шву, более длинными, 1—2 мм дл. цветоножками (по длине на четверть—половину превышающими поперечник оси соцветия, а не равными ему).

Кроме вполне устойчивых отличий от *A. clerceanus* subsp. *clerceanus* есть еще ряд менее выдержанных. У *A. clerceanus* subsp. *graniticus* зрелые (сухие) бобы, довольно часто в стороны направленные или слегка поникающие, тогда как у *A. clerceanus* subsp. *clerceanus* всегда косо вверх направленные; побеги *A. clerceanus* subsp. *graniticus* чаще дуговидно восходящие, в конце сезона отрастают до 50—70 см и полегают, тогда как у типового подвида не превышают 50 см, всегда прямостоячие, прямые или слегка дуговидные; флаг у *A. clerceanus* subsp. *graniticus* чаще

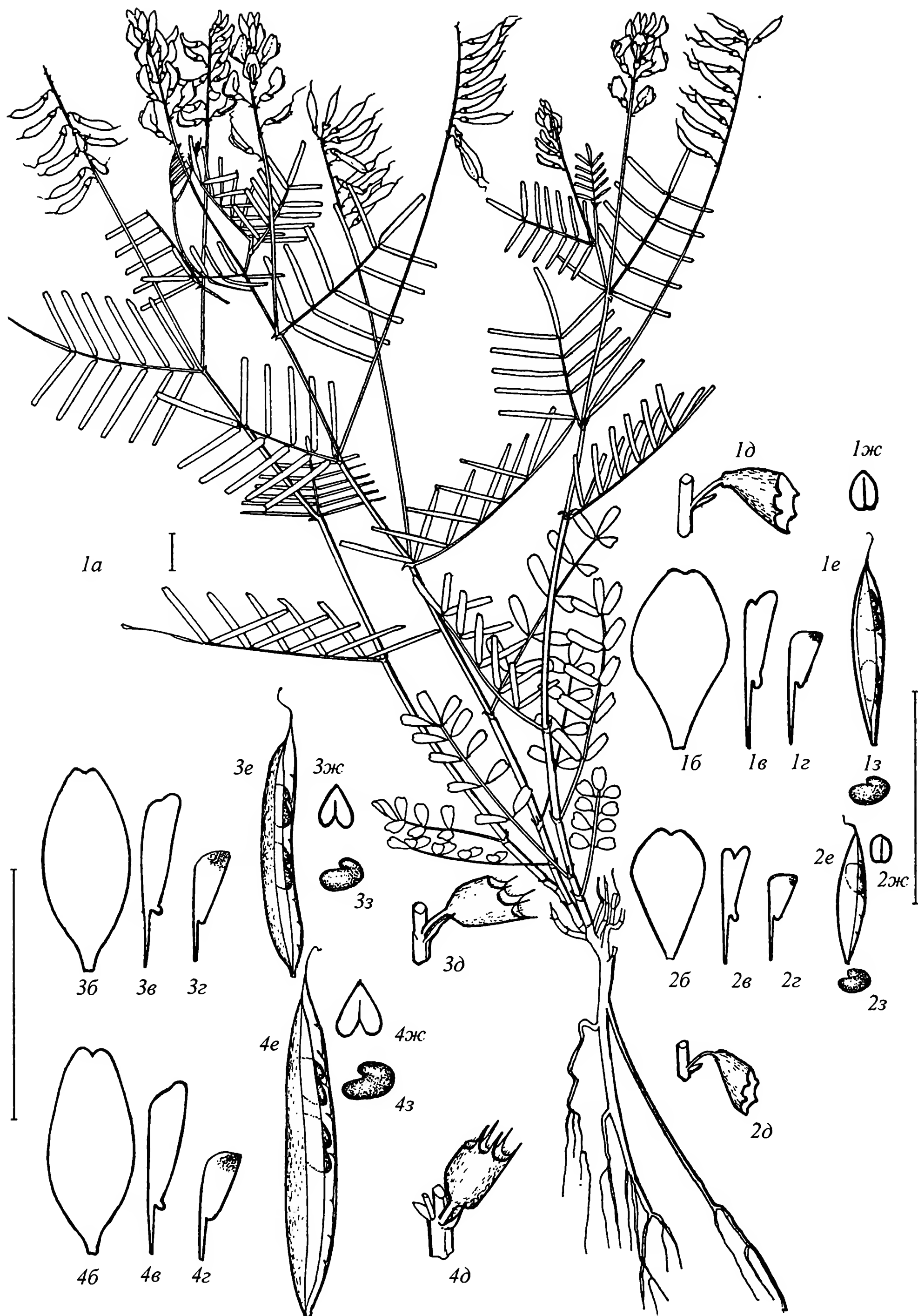


Рис. 2. *1* — *Astragalus silvisteppaceus*, *2* — *A. austriacus*, *3* — *A. clerceanus* subsp. *graniticus*, *4* — *A. clerceanus* subsp. *clerceanus*. *1а* — общий вид; *1б—4б* — флаг; *1в—4в* — крыло; *1г—4г* — лодочка; *1в—4д* — чашечка, цветоножка, прицветник, фрагмент оси соцветия; *1е—4е* — боб (в раскрытом состоянии, изображен со стороны перегородки); *1ж—4ж* — боб в поперечном сечении; *1з—4з* — семя.

Масштабные линейки — 1 см.

узко эллиптический (наиболее широкий близ середины или лишь немного ниже), тогда как у типового подвида обычно узко яйцевидный (наиболее широкий в нижней трети).

Средний Урал. Пермский край: нижнее течение р. Чусовая — на гипсовых обнажениях Куликова Гора, Соколья Гора (Сиролова Гора), Шалашный Камень; Свердловская обл.: по серпентинитовым и тальк-хлоритовым обнажениям в долине р. Тагил у пос. Тагильского и на горе Пляшатиха (выше д. Моршинино Верхнесалдинского р-на), на р. Чусовая — на осыпях «Большой Горы» у с. Мартьяново, гранитных останцах «палатках» к северо-западу от г. Екатеринбурга (Северские палатки, Палкинские палатки, Чертово Городище, скалы Петра Гронского), скалах Соколий Камень — юго-западнее истоков р. Багаряк. **Южный Урал.** Челябинская обл.: Вишневые горы, г. Маук, Потанины Горы (увалы между пос. Вишневогорск и г. Кыштым), Ильменские горы (г. Демидовка и Мухамедовский хребет), г. Липовка по западному берегу оз. Тургояк. — Общ. распр.: эндемик Среднего и северной части Южного Урала (рис. 1, *3*).

5. *A. austriacus* Jacq., 1762, Enum. Stirp. Vindob: 263; Крыл., 1933, Фл. Зап. Сиб. 7 : 1674, p. p.; Говорухин, 1937, Фл. Урала: 354, p. p. min.; Гонч. и Борис., 1946, во Фл. СССР 12 : 449, p. p. max.; Chater, 1968, in Fl. Europ. 2 : 120, p. p. max.; Yakovl. et al., 1996, Legum. North. Euras.: 128, p. p. max.; Рябинина, 1998, Консп. фл. Оренб. обл.: 72; Куликов, 2005, в Консп. фл. Челяб. обл.: 237, p. p. max., excl. pl. invent. in monte Sugomak. — *Craccina austriaca* (Jacq.) Stev., 1856, Bull. Soc. Nat. Moscou. 29, 3 : 145.

Лектотип (Podlech, Sytin, 1996): «[Austrial] Brül, leg. Hayne» (W).

Южный Урал: Челябинская обл. (в степной зоне области, к югу от долины р. Уй: Кизильский, Брединский, Варненский районы — Рязанова, 1992; Куликов, 2005); Оренбургская обл. — спорадически, преимущественно в северной части области; Рябинина (1998) указывает этот вид также для Ясненского р-на (крайнего юго-востока Оренбургской обл.), но гербарные сборы мы не видели, скорее всего, южнее широтных участков долин Самары и Урала *A. austriacus* отсутствует; Республика Башкортостан (южные районы — Михайлова, 1989). Указания для Среднего Урала (Пермский край, Свердловская обл.) (Князев, 1994; Овеснов, 1997) и для севера Башкортостана (Михайлова, 1989) относятся к описываемому ниже *A. silvisteppaceus* sp. nov. — Общ. распр.: **Россия.** Зап. Сибирь: Верх.-Тоб., Ирт., Алт. европ. часть: Волж.-Дон., Нижн.-Дон., Заволж. (Татарстан, Саратовская, Ульяновская, Самарская области), Нижн.-Волж.; Российский Кавказ: Предкавк., Даг. Вост. Сибирь: Анг.-Саян (Красноярская обл.); **Восточная Европа**: **Украина**: Днепр., Причерн., Крым. **Молдавия. Средняя Европа** (юг). **Балк.-Малоаз.** (север). Казахстан.: Нижн.-Волж. (Уральская обл.), Арало-Касп. (север), Верх.-Тоб., Ирт., Алт. Уральская часть ареала: рис. 1, *4*.

В пределах своего обширного евро-западносибирского ареала *A. austriacus* вполне однороден, за исключением серии обособленных местонахождений в островных участках лесостепи на Среднем и в северной части Южного Урала (Кунгурская, Красноуфимская, Месягутовская лесостепи соответственно в Пермском крае, Свердловской обл. и Республике Башкортостан), где он отличается заметно более крупными цветками и бобами. Более внимательное исследование выявляет еще ряд особенностей, отличающих растения из островных лесостепей от типичного *A. austriacus*: иная форма флага, крыльев, более крупные семена, в среднем более короткие цветоносы, более широкие листочки. Эти растения производят впечатление промежуточных между *A. austriacus* и *A. clerceanus*, что нередко обусловли-

вает ошибочные определения: *A. austriacus* из северных районов Башкортостана иногда относили к *A. clerceanus* (Михайлова, 1989; Кучеров, 2001). Как нам представляется, наиболее естественное объяснение возникновения такой расы — ее гибридное происхождение *A. austriacus* × *A. clerceanus*. Несмотря на то что эта раса в большей степени похожа на *A. austriacus* (производит впечатление формы подвидового уровня), предполагаемое гибридное происхождение позволяет рассматривать ее как самостоятельный (стабилизировавшийся гибридогенный) вид. Ниже приводится описание нового вида.

6. A. silvisteppaceus Knjasev sp. nov. — *A. austriacus* auct. non Jacq.: Крыл., 1933, Фл. Зап. Сиб. 7 : 1674, p. p. min., quoad pl. Perm. reg.; Гонч. и Борис., 1946, во Фл. СССР 12 : 449, p. p. min.; Князев, 1994, в Опред. сосуд. раст. Ср. Урала: 284; Овеснов, 1997, Консп. фл. Пермск. обл.: 152; Yakovl. et al., 1996, Legum. North. Euras.: 128, p. p. min.; Куликов, 2005, Консп. фл. Челяб. обл.: 237 p. p. min., quoad pl. invent. in monte Sugomak. — *A. clerceanus* auct. non Iljin et Krasch.: Михайлова, 1989, Опред. высш. раст. Башк. АССР: 102, p. p., quoad pl. invent. in Baschkiria boreal.; Кучеров, 2001, в Красной кн. Респ. Башкорт.: 154, p. p., quoad pl. invent. in Baschkiria boreal.

Planta perennis; caules 20—50 cm altis, numerosi, oblique ascedenti vel suberecti, subglabri. Folia inferiora (plerumque fructificatione emarcida) sat longipetiolata, foliolis late ellipticis; folia media brevipetiolata, petiolo ad 10 mm lg., foliolis ellipticis, 5—7-jugis, maxime evolutis, 10—15 mm lg., 2—4 mm lt., supra glabris, subtus subglabris, sparse adpresse pilosis; folia superiora sessilia, foliolis lanceolato-linearis bis linearis. Stipulae inferiores fere total longitudine inter se connetae, albidae, 2—3 mm lg., mediate et superiores basi connatae vel liberae, viriscentes, 3—4 mm lg., pilis adpressis sparse obsitae. Pedunculi infimi 2-plo, superiores ad 1.5-plo foliis longiores, subglabri; racemi laxi, elongati, 3—5 cm lg., 5—15-flori; bracteae triangulatae, 1—1.5 mm lg.; calyx campanulatus, 2.5—3 mm lg.; tubus oblique truncatus, breviter adpressim albo admixtis nigro pilosus, dentibus triangulatis ad 0.5 mm lg.; vexillum 9—11 mm lg., 5—8 mm lt., albidum vel subviolascens, lamina late rhombeo-elliptica (ad medium latissima), apice paulo emarginata; alae albidae, 8—9.5 mm lg., lamina oblonga, 5—6 mm lg., ungue filiformi 1.5—2-plo breviore, apice oblique truncata, late et inaequale bilobata (lobo superiori lobi inferiori 1.5—2-plo longioribus); carina 6—6.5 mm lg., albida, apice violascentae. Legumina subnutanta vel vaga, oblongo-lanceolata, 5—15 mm lg. et 1.2—2 mm lt., breviter appressim albo pilosa, apice in rostrum 2 mm lg. attenuata, in sectione transversa ovata, subbilocularia (dissepimento dorsali 0.8—1.2 mm lt.). Semina oblonga, 1.7—2 mm lg. (fig. 2, *1*).

Typus: «Reg. Perm., distr. Orda, ad ripam dextram fl. Kungur, secundo pag. Podsuevo, 18 VIII 2002, fl., fr., M. Knjasev» (holo — LE, iso — SVER).

Affinitas. Ab *A. austriaco* Jacq. vexillo 9—11 mm lg., lato rhombeo-elliptico, ad medium latissimo (nec 6—7.5 mm lg., in tertia parte latissimo); alis apice oblique truncatis, late et inaequale bilobatis, lobo superiore lobi inferioris 1.5—2-plo longior (nec rectiangularis truncatis, plus profundis et subaequale bilobatis), leguminibus majoribus, 9—15 mm lg., 2 mm lt. (nec 6—8 mm lg., 1—1.5 mm lt.), in tertia parte superiore (nec in parte media) latioribus, seminibus 1.7—2 mm lg. (nec 1.5 mm lg.), pedunculis relative brevioribus follis 1.5—2-plo (nec 2—4-plo) longiores; foliolis latioribus distat.

Многолетнее растение, с многочисленными, восходящими или почти прямыми, почти голыми стеблями 20—50 см выс. Нижние листья (при плодах засыхающие) довольно длинночерешковые, с широкоэллиптическими листочками; средние листья коротко-черешчатые, с черешком до 10 мм дл., с 5—7 парами эллипти-

ческих листочков, наиболее развитых 10—15 мм дл., 2—4 мм шир., голыми сверху, снизу скудно прижато волосистыми; верхние листья почти сидячие, с листочками от линейно-ланцетных до линейных. Прилистники нижних листьев почти по всей длине сросшиеся, беловатые, 2—3 мм дл., средние и верхние свободные или при основании сросшиеся, зеленоватые, 3—4 мм дл., рассеяно опушенные прижатыми волосками. Нижние цветоносы вдвое, верхние до 1.5 раза превышают листья, почти голые; кисти рыхлые, продолговатые, 3—5 мм дл., 5—15-цветковые; прицветники треугольные, 1—1.5 мм дл.; чашечки колокольчатые, 2.5—3 мм дл., с косо усеченной трубкой, опушены короткими прижатыми белыми волосками, с примесью черных, с треугольными зубцами до 0.5 мм дл.; флаг 9—11 мм дл., 5—8 мм шир., беловатый или слегка лиловый, с широко ромбически-эллиптической (наиболее широкой близ середины), на верхушке немного выемчатой пластинкой; крылья беловатые, 8—9.5 мм дл., с продолговатой, 5—6 мм дл. пластинкой, в 1.5—2 раза длиннее нитевидного ноготка, на верхушке косо усеченной, широко и неравно двулопастной (верхняя лопасть, в 1.5—2 раза длиннее нижней); лодочка 6—6.5 мм дл., беловатая, фиолетовая на верхушке. Бобы слегка поникающие или в стороны отклоненные, продолговато-ланцетные, 5—15 мм дл., 1.2—2 мм шир., коротко прижато бело-опушенные, на верхушке сужены в носик 2 мм дл., в поперечном сечении овальные, почти двугнездные (спинная перегородка 0.8— 1.2 мм шир.). Семена продолговатые, 1.7—2 мм дл. (рис. 2, *1*).

Родство. От *A. austriacus* Jacq. отличается широко ромбически-эллиптическим флагом 9—11 мм дл., наиболее широким близ середины (а не 6—7.5 мм дл., наиболее широким в верхней трети), крыльями на верхушке косо усеченными, широко неравно двулопастными, с верхней лопастью в 1.5—2 раза длиннее нижней (а не прямо усеченными, более глубоко и равно двулопастными), более крупными бобами, 9—15 мм дл., 2 мм шир. (а не 6—8 мм дл., 1—1.5 мм шир.), наиболее широкими в верхней трети (а не посередине), семенами 1.7—2 мм дл. (а не 1.5 мм дл.), относительно более короткими цветоносами, в 1.5—2 раза (а не в 2—4 раза) короче листьев, более широкими листочками.

Тип: «Пермская обл., Ординский р-н, правый берег р. Кунгур ниже с. Подзуево, 18 VIII 2002, цв., пл., М. С. Князев» (голотип — LE, изотип — SVER).

Средний Урал. Пермский край: в Кунгурской лесостепи — на гипсовых обнажениях вдоль рек Сылва, Ирень и их притоков, наиболее северное местонахождение близ пос. Пермь-Серга; Свердловская обл.: в Красноуфимской лесостепи, по фрагментам горной степи в долине р. Уфа и по ее левым притокам; резко обособленное, наиболее восточное местонахождение в Зауралье на скалах Мантуров Камень по левому берегу р. Реж. **Южный Урал.** Республика Башкортостан: Месягутовская лесостепь — фрагменты горных степей вдоль р. Ай и по ее притокам; Челябинская обл.: гора Сугомак к северу от г. Кыштым (наиболее южное местонахождение). — Общ. распр.: эндемик Среднего и северной части Южного Урала (рис. 1, *5*).

Весьма интересна особенность распространения описываемого вида — его ареал включен в ареал *A. clerceanus*, местонахождения последнего окаймляют компактную зону распространения *Astragalus silvisteppaceus*. Случаев совместного произрастания этих двух видов нами не отмечено, но иногда местонахождения находятся в тесном соседстве. Например, в Челябинской обл., на горных массивах Потанины горы и Сугомак, разобщенных лишь на 10 км, произрастают соответственно *A. clerceanus* и *A. silvisteppaceus*. На наш взгляд, эта особенность ареалов двух близких видов могла быть объяснена на основании гипотезы о происхождении *A. silvisteppaceus* в результате интрогрессивной гибридизации. Во всех случаях, когда *A. clerceanus* и *A. austriacus* произрастали совместно, отмечалась массо-

вая гибридизация со взаимным поглощением исходных видов и образованием гибридного производного — *A. silvisteppaceus*. По этой гипотезе, ареал *A. clerceanus* когда-то был вполне сплошным, занимая и ту территорию, где в настоящее время произрастает *A. silvisteppaceus*; в результате интрогрессивной гибридизации *A. clerceanus* сохранился только в периферических популяциях первоначального ареала, куда миграция из популяций, охваченных гибридизацией, не достигла.

7. *A. tenuifolius* L., 1763, Sp. Pl., ed. 2 : 1065; Л. И. Васильева, 1987, во Фл. европ. части СССР 6 : 67; Михайлова, 1989, в Опред. высш. раст. Башк. АССР: 98; Yakovl. et al., 1996, Legum. North. Euras.: 130; Куликов, 2005, Консп. фл. Челяб. обл.: 240. — *A. tauricus* auct. non Pall.: О. и Б. Федч., 1893. Мат. для фл. Уфим. губ.: 96; Korsh., 1898, Tent. Fl. Ross. Or.: 113; Гонч. и Борис., 1946, во Фл. СССР 12 : 455. p. p., excl. invent. in Krym; Chater, 1968, in Fl. Europ. 2 : 120, p. p., ecxl. pl. invent. in Krym; Рябинина, 1998, Консп. фл. Оренб. обл.: 72.

Описан из Сибири («in Sibiria»).

Южный Урал: Оренбургская обл.: не часто, но почти повсеместно, очень редко в северо-западных районах (Рябинина, 1998 — как *A. tauricus* Pall.); Челябинская обл.: спорадически в степной зоне, наиболее северные местонахождения по долине р. Уй (Рязанова, 1992; Куликов, 2005); Республика Башкортостан: редко в южных районах (Михайлова, 1989). — Общ. распр.: **Россия.** Европ. часть: Заволж. (Ульяновская, Самарская области). Зап. Сибирь: Верх.-Тоб. (Курганская обл. — находки Н. И. Науменко, 1991, 1994); **Казахстан**: Нижн.-Волж. (Уральская обл., север Атырауской обл.), Арало-Касп. (Актюбинская обл.) (рис. 1, *6*).

Ареал *A. tenuifolius* вытянут в широтном направлении, ограничен с запада долиной р. Волги, с востока долиной р. Тобол; максимум обилия этого вида отмечается в Южном Предуралье. Таким образом, по особенностям распространения он близок к средневолжско-южноуральским субэндемикам, например к *Astragalus wolgensis* Bunge, *A. helmii* Fisch., но со смещением к югу: единичные местонахождения *A. tenuifolius* встречаются, по крайней мере, на 2 градуса южнее, чем типичные представители этой группы — до 50° с. ш.

A. tenuifolius довольно полиморфен: растения, произрастающие на мелах, характеризуются низкими, почти подушковидными куртинами и очень мелкими листочками — 2—4 мм дл., тогда как образцы, произрастающие на других горных породах, более высокие и отличаются более длинными листочками — 5—20 мм дл. Однако, по нашему мнению, особенности растений на меловых обнажениях, скорее всего, связаны с сильным угнетением в экстремальных условиях и не имеют таксономического значения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 140 с.

Васильева Л. Р. Род *Astragalus* L. — Астрагал // Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 47—76.

Выдрина С. Н. Astragalus L. — Астрагал // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 20—74.

Гончаров Н. Ф., Борисова А. Г. Секция *Craccina* (Steven) Bunge рода *Astragalus* L. // Флора СССР. М.; Л., 1946. Т. 12. С. 444—458.

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 286 с.

Горчаковский П. Л. Астрагал Клера // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 176.

Горчаковский П. Л. Астрагал Клера // Красная книга Среднего Урала, Екатеринбург, 1996. С. 129.

Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. 208 с.

Ильин М. М., Крашенинников И. М. *Astragalus clerceanus* Iljin et H. Krasch. species nova // Бот. матер. Гербария Главн. бот. сада. 1924. Т. 5. № 8—9. С. 113—114.
Князев М. С. Сем. *Fabaceae* Lindl. (*Leguminosae* Juss., *Papilionaceae* Giseke) — Бобовые (Мотыльковые) // Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М., 1994. С. 277—300.
Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1933. Вып. 7. С. 1449—1818.
Куликов П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс, 2005. 537 с.
Кучеров Е. В. *Astragalus clerceanus* Iljin et H. Krasch. // Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1 (Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений). Уфа, 2001. С. 154.
Михайлова Т. П. *Astragalus* L. // Астрагал // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1989. С. 89—102.
Науменко Н. И. Интересные флористические находки в Курганской области // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1991. Вып. 3. № 17. С. 42—49.
Науменко Н. И. Флористические находки в лесостепном Зауралье // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 12. С. 97—102.
Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 252 с.
Рябинина З. Н. Конспект флоры Оренбургской области. Екатеринбург, 1998. 164 с.
Рязанова Л. В. Флора степного юга Челябинской области и некоторые вопросы истории степей Зауралья. Дисс. ... канд. биол. наук. М., 1992. 400 с.
Podlech D., Sytin A. Typification of Russia species of *Astragalus* // Sendthera, 1996. Bd 3. 149—176 s.
Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Yu. R. Legumes of Northern Eurasia: A checklist. Kew, 1996. 724 p.

SUMMARY

A taxonomical review of *Astragalus* sect. *Craccina* is given for the flora of the Urals, where it is represented by 7 species and subspecies: *A. tenuifolius* L., a subendemic of Volga-Ural region, endemics *A. silvisteppaceus* Knjasev and *A. clerceanus* Iljin et H. Krasch. s. l. (with 2 subspecies subsp. *clerceanus* and subsp. *graniticus* Knjasev subsp. nov.), and 3 wide-spread species *A. arenarius* L., *A. sulcatus* L., *A. austriacus* Jacq. The species *A. silvisteppaceus* Knjasev, sp. nov. and subspecies *A. clerceanus* subsp. *graniticus* Knjasev subsp. nov. were described. An identification key for all species of sect. *Craccina* in the Urals is given. The origin of the representative of the section *Craccina* in the flora of the Urals and their interrelationships are discussed.

УДК 582.949.1 — Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 8

© Н. В. Тюнникова,[1] Е. В. Маслова[2]

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ *GALEOPSIS TETRAHIT* И *G. BIFIDA* (*LAMIACEAE*)

N. V. TYUNNIKOVA, E. V. MASLOVA. MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF *GALEOPSIS TETRAHIT* AND *G. BIFIDA* (*LAMIACEAE*)

[1] Ботанический институт им. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Тел. (812) 346-47-08
E-mail: nnotebook@rambler.ru
[2] Белгородский государственный университет
308015 Белгород, ул. Победы, 85
Тел. (4722) 30-12-11
E-mail: emaslova@mail.ru
Поступила 27.07.2006
Окончательный вариант получен 18.01.2007

Дана критическая оценка таксономической значимости признаков по которым принято различать *Galeopsis bifida* и *G. tetrahit*. Показано, что значения каждого признака, по которым отличаются исследуемые виды, перекрываются или имеют плавный переход от одного к другому. Достоверное различие этих видов возможно на основе анализа комплекса признаков формы и размеров венчи-

ка, а также особенностей опушения листовых пластинок и стебля. Приведен ключ для определения видов.
Ключевые слова: *Lamiaceae*, *Galeopsis*, *G. bifida*, *G. tetrahit*.

Род *Galeopsis* L. (*Lamiaceae*) включает два трудно различимых между собой вида: *G. tetrahit* L. и *G. bifida* Boenn. Эти виды являются сорными растениями, распространенными в Европе и большей части Азии (Юзепчук, 1954; Townsend, 1972; Гладкова, 1978).

В гербарных коллекциях *G. bifida* очень часто смешивают с *G. tetrahit*, поскольку внешне растения очень похожи и различимы только по признакам средней доли нижней губы венчика. Наличие трудностей в их определении показано в работах многих авторов (Briquet, 1893; Porsch, 1903; Müntzing, 1930, 1932; Řehořek, 1974).

Для оценки значимости диагностических признаков *G. tetrahit* и *G. bifida* нами были изучены: особенности опушения стебля и листовых пластинок; форма основания листовых пластинок; размеры частей венчика (длина трубки венчика, ширина трубки венчика в средней части и в области зева, длина и ширина верхней губы, длина и ширина средней доли нижней губы, длина и ширина боковых долей нижней губы, высота апофизов); форма средней и боковых долей нижней губы венчика; форма дистального края средней доли нижней губы венчика; рисунок на средней доле (типичный для каждого вида и всевозможные его вариации).

Наблюдения над изменчивостью исследуемых видов были проведены на территориях Белгородской, Московской и Ленинградской областей. В 20 популяциях *G. bifida* и 17 *G. tetrahit* был собран гербарный материал и сделаны 264 фотографии в макрорежиме цифровой камерой Minolta Dimage Z1 и более 600 фотографий цифровой камерой Nikon Coolpix 4500, присоединяющейся к стереомикроскопу МБС1. Кроме собственных сборов обработан гербарный материал, хранящийся в фондах Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), кафедры ботаники С.-Петербургского государственного университета (LECB), Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (WIR), Главного Ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (MHA), Пражского университета (Charles University, PRC) и Института ботаники Академии наук Чешской Республики (Пругонице, PR, PRA).

Проведение дискриминантного анализа по количественным показателям морфологических признаков венчика *G. bifida* и *G. tetrahit* осуществляли с помощью программы Statistica 6.0.

Изучение большинства диагностических признаков вегетативной сферы показало их высокую изменчивость. Так, железистое опушение на нижней стороне листовых пластинок, отмеченное А. Г. Борисовой (1964) как характерное для *G. bifida*, часто встречается и у *G. tetrahit* (рис. 1). По мнению R. Wettstein (1892), у *G. bifida* среди опушения стебля встречаются только мягкие простые и щетинковидные волоски и совершенно отсутствуют железистые волоски. У *G. tetrahit*, напротив, железистые волоски присутствуют. Наши исследования показали, что у обоих видов помимо мягких простых и щетинковидных волосков присутствуют и железистые волоски, только у *G. bifida* они расположены по всей длине междоузлия, а у *G. tetrahit* чаще встречаются на утолщениях стебля под узлами. Гораздо более надежным признаком является наличие большого количества щетинковидных волосков на нижней стороне листовой пластинки у *G. bifida* и сравнительно небольшого их количества у *G. tetrahit*, причем чаще всего щетинковидные волоски будут располагаться по жилкам листа.

C. Boenninghausen (1824) обращает внимание на клиновидное (а не округлое, как у *G. tetrahit*) основание листьев *G. bifida*. Этот же признак в качестве диагнос-

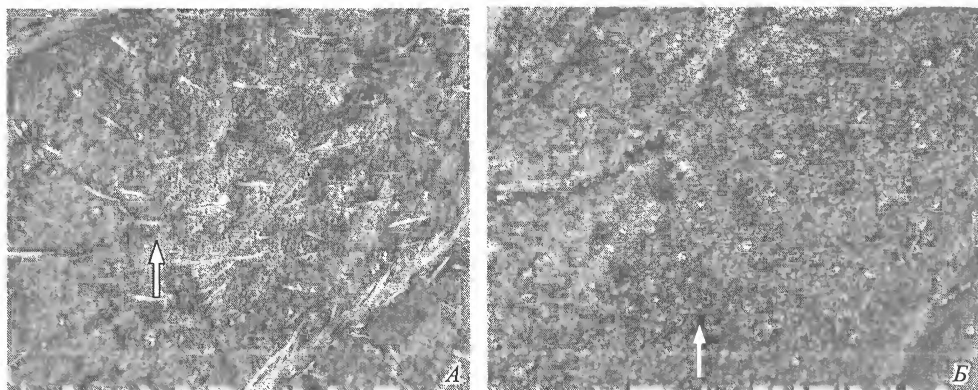


Рис. 1. Железистое опушение на нижней стороне листа.
А — *G. bifida*, *Б* — *G. tetrahit*.

тического приводит во «Флоре СССР» и С. В. Юзепчук (1954). Несмотря на то что для *G. bifida* действительно в большей степени характерны листья с клиновидным основанием, а для *G. tetrahit* с округлым, часто у обоих видов на одних и тех же растениях обнаруживаются листья и с округлыми, и с округло-клиновидными, и с клиновидными основаниями (рис. 2). Таким образом, этот признак можно использовать только в качестве дополнительного, поскольку он является не всегда достоверным в силу наличия целого ряда переходных форм.

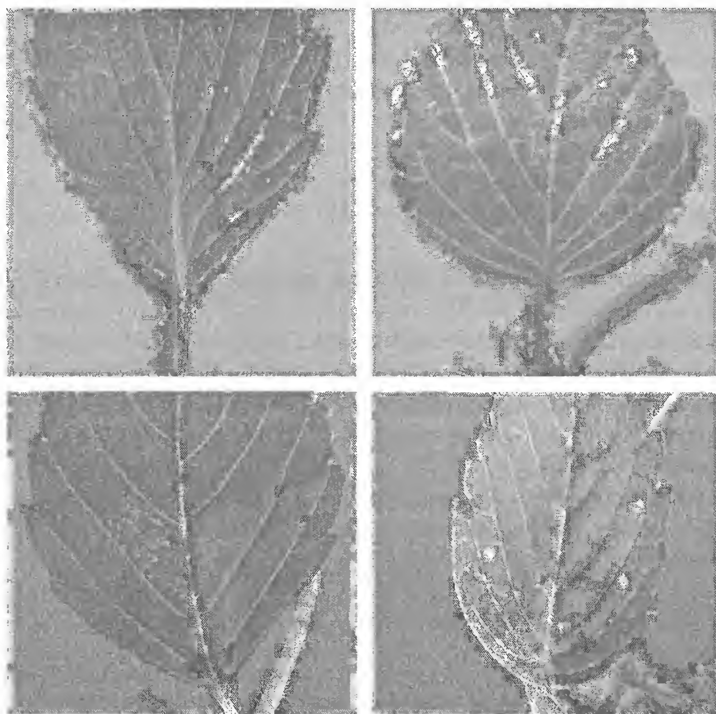


Рис. 2. Форма оснований листовых пластинок у *G. bifida*.

Во «Флоре Украины» М. В. Клоков (1960) указал для *G. bifida* наличие черного пятна в основании заострения прицветников и отметил отсутствие такового у *G. tetrahit*. Этот признак V. Řehořek (1974) также использует в ключе для определения видов, отмечая его сохранность у гербарных экземпляров. По мнению Řehořek, у *G. tetrahit* также имеется небольшое пятно, но оно занимает всю верхушку прицветника, делая темным и центральную жилку, в то время как у *G. bifida* пятно довольно крупное и проходит по обе стороны главной жилки прицветника, оставляя ее неокрашенной. По нашим данным, встречаются экземпляры *G. bifida*, у которых также имеется темное пятно у верхушки прицветников, полностью покрывающее центральную жилку. У *G. tetrahit* темное пятно особенно часто отсутствует у прицветников главного побега.

В диагнозе *G. bifida* отмечено, что он отличается от *G. tetrahit* двунадрезанной, узкой средней долей нижней губы венчика (Boenninghausen, 1824). В дальнейшем эта особенность венчика *G. bifida* была отмечена в различных региональных обработках рода, в том числе и Юзепчуком (1954), который для *G. bifida* указывает следующие признаки: «...средняя лопасть нижней губы продолговатая, узкая (едва шире боковых), 1—2 мм шир., с перетянутым основанием, с хорошо заметной выемкой на конце, по краям к концу цветения завороченная...» (с. 120); а для *G. tetrahit*: «...средняя лопасть нижней губы четырехугольная или продолговатая, на конце притупленная (без выемки), широкая (2—4 мм шир.) и плоская...» (с. 118). Действительно, в норме достоверно отличить оба вида можно только по форме средней доли нижней губы, хотя у *G. tetrahit* она иногда волнистая (но никогда не двунадрезанная), вследствие чего доля слегка изогнута в пространстве (рис. 4), что может ввести в заблуждение исследователя при анализе данного признака. По нашему мнению, помимо различий в форме губы венчика эти виды отличаются и ее размерами: у *G. tetrahit* средняя доля нижней губы венчика 2.1—2.5 мм дл. и 2.9 мм шир., в самой широкой части и по отцветанию остается плоской, а у *G. bifida* — не превышает 1.4—1.9 мм дл., 2.0 мм шир. и имеет завернутые после отцветания края. Крайне редко встречаются экземпляры *G. bifida*, у которых средняя доля превышает установленный во многих «Определителях» предел 2 мм (единично зафиксированный случай — 2.4 мм).

Нами были замечены отличительные особенности формы и размеров боковых лопастей, не указывавшиеся ранее. У большинства экземпляров *G. bifida* боковые доли прямоугольные или овальные, на верхушке более или менее скошенные, по дистальному краю ровные или неглубоко выемчатые (рис. 3, *в—д*). У *G. tetrahit* боковые доли округло-яйцевидные, причем стороны лопастей, обращенные к средней доле, округлые, а дистальный край в середине обычно имеет выраженный выступ (рис. 4, *ж*, *з*). Нами выявлены также отличия в строении апофиз — рожковидных выростов венчика в проксимальной части нижней губы, близ места ее разделения на среднюю и боковые доли. Апофизы *G. tetrahit* удлиненные, более 0.6 мм выс. и по форме представлены узким конусом с более или менее острой вершиной (рис. 4). Апофизы сидят на четко очерченных выпуклостях нижней губы, которые сходятся к центральной области зева, формируя в его центральной части V-образное углубление. Апофизы *G. bifida* имеют вид низкого конуса, менее 0.6 мм выс. (рис. 3), в основании плавно нисходящие, так что углубление между ними не имеет четко выраженных границ.

Проведены измерения отдельных частей венчиков исследуемых видов. Полученные средние значения приведены в таблице. Для установления статистической достоверности различий был рассчитан критерий Стьюдента. Из таблицы видно, что средняя арифметическая достоверна, и для многих признаков значимость уров-

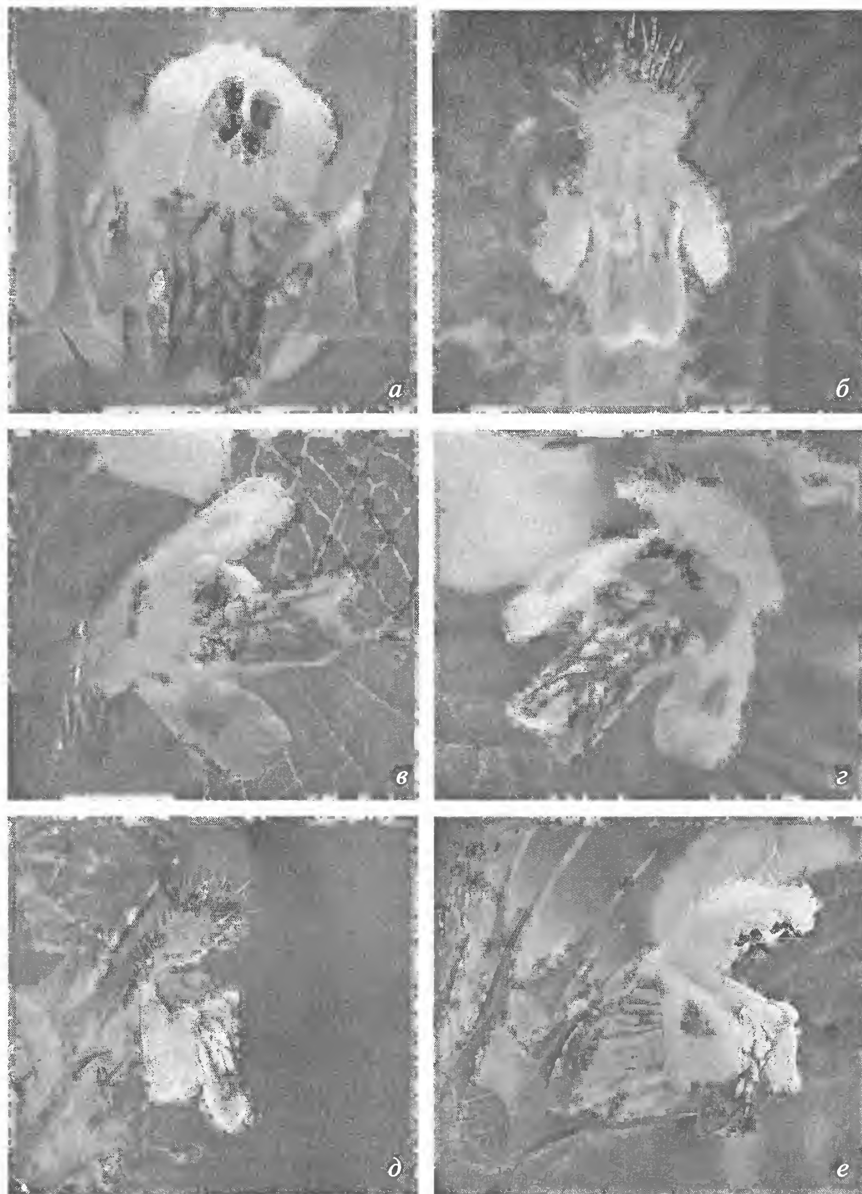


Рис. 3. Разнообразие венчиков *Galeosis bifida*.
Пояснения в тексте.

ня достоверности составляет более 99.9 %. Разница между видами *G. tetrahit* и *G. bifida* очевидна по таким признакам, как ширина трубки венчика в области зева, ширина средней и боковой доли нижней губы и длина апофиз.

По полученным числовым значениям (объем выборки составил 185 образцов) с учетом всех количественных показателей проведен дискриминантный анализ с последующим исполнением канонического анализа. Наглядно распределение видов по комплексу всех измеренных показателей отдельных частей венчика представлено на рис. 5.



Рис. 4. Разнообразие венчиков *Galeosis tetrahit*.
Пояснения в тексте.

В результате проведенных исследований установлено, что ширина трубки венчика в области зева у *G. bifida* не превышает 3.5 мм (2.25—3.5 мм), а у *G. tetrahit* она не меньше 3.5 мм (3.5—4.75 мм). Информативным показателем является ширина боковой лопасти, среднее значение которой для *G. bifida* составляет 1.7, а для *G. tetrahit* — 2.4 мм, однако эти признаки в некоторых случаях перекрываются. Так, у *G. bifida* пределы колебания составляют от 1.2 до 2.2 мм, а у *G. tetrahit* — от 1.75 до 3.5 мм. Также удалось подтвердить указанные Юзепчуком (1954) различия в ширине средней доли нижней губы по среднему показателю: для *G. bifida* — до 2, для *G. tetrahit* — выше 2 мм (2.0—3.4 мм). Однако у 26 (20 %) экземпляров *G. bifida* из 128 обработанных ширина средней доли превышала 2 мм (от 2.05 до 2.6 мм), а у *G. tetrahit* выявлен единственный случай, когда ширина средней доли составила 1.75 мм.

В некоторых обработках (Юзепчук, 1954; Řehořek, 1974; Иллюстрированный.., 2000; Маслова, Игнатов, 2005) были предприняты попытки использовать детали

Морфометрические параметры (средние значения) отдельных частей венчиков *Galeopsis tetrahit* и *G. bifida*

Параметры		*G. tetrahit*	*G. bifida*	Критерий Стьюдента	p, %
Длина трубки венчика, мм		11.06 ± 0.22	9.36 ± 0.12	2.15	>95.0
Ширина трубки венчика, мм	в области зева	3.96 ± 0.04	3.00 ± 0.02	21.82	>99.9
	в средней части	1.26 ± 0.02	1.12 ± 0.02	5.00	>99.9
Длина верхней губы, мм		4.37 ± 0.09	3.79 ± 0.04	5.92	>99.9
Ширина верхней губы, мм		3.17 ± 0.14	2.70 ± 0.03	3.29	>99.0
Длина средней лопасти, мм		2.77 ± 0.06	2.40 ± 0.03	5.52	>99.9
Ширина средней лопасти, мм		2.60 ± 0.05	1.86 ± 0.02	14.23	>99.9
Длина боковой лопасти, мм	по наружной стороне	3.0 ± 0.04	2.78 ± 0.03	4.40	>99.9
	в середине	2.23 ± 0.04	1.93 ± 0.02	6.67	>99.9
	по внутренней стороне	1.39 ± 0.03	1.27 ± 0.02	3.33	>99.9
Ширина боковой лопасти, мм		2.42 ± 0.04	1.73 ± 0.02	15.33	>99.9
Длина апофизов, мм		0.72 ± 0.02	0.38 ± 0.01	15.45	>99.9

рисунка средней доли нижней губы венчика для различения этих видов. Наиболее подробное его описание приведено в работе Е. В. Масловой и М. С. Игнатова (2005). Авторы указывают, что средняя доля нижней губы у *G. tetrahit* белая с пурпурным рисунком, занимающим 2/3 общей поверхности, который представлен тремя вертикальными параллельными линиями, соединенными поперечными штрихами, образующими сетчатую структуру. В дистальной части линии W-образ-

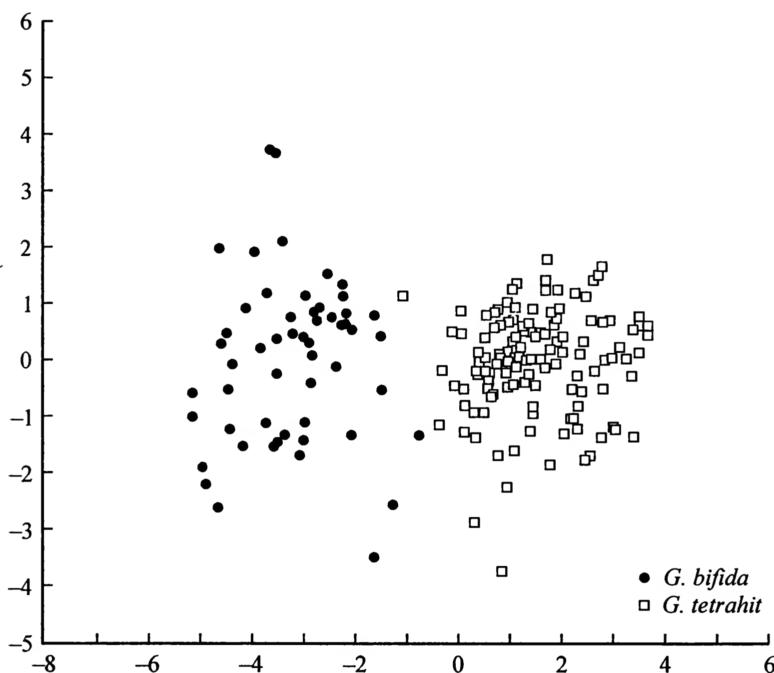


Рис. 5. Распределение образцов *G. tetrahit* и *G. bifida* с учетом количественных показателей по всем анализируемым признакам венчика (n = 185).

По оси абсцисс и по оси ординат отложены значения канонических дискриминантных функций: root 1, root 2.

но сходятся, в зеве венчик с желтым пятном. У *G. bifida* край средней доли нижней губы фиолетовый, в зеве — серно-желтое пятно, остальные 2/3 длины заняты полностью сплошным лиловым или пурпурным пятном. Лишь в некоторых случаях остается светлой узкая наружная каемка на средней лопасти. Для оценки таксономической значимости этих признаков мы изучали детали рисунков *G. tetrahit* и *G. bifida* в гербарных коллекциях и естественных условиях. На гербарных экземплярах рисунок на нижней губе венчика чаще всего не сохраняется, а среди живых экземпляров нами были обнаружены растения с рисунками, отдельные элементы которых отклоняются от вышеописанных типов.

Так, нами были обнаружены растения *G. tetrahit* с венчиком темно-пурпурного или светло-пурпурного цвета, у которых сетчатая структура практически не представлена, поскольку все линии сливаются в одно темное пятно (рис. 4, *в*), обнаружены экземпляры с мелкой или густой сетчатой структурой, сливающейся в сплошное пурпурное окаймление, на фоне которого не сохраняется W-образная структура дистального края, а также были найдены растения с грязно-белыми венчиками, на которых линии сетчатой структуры настолько бледны, что едва различимы (рис. 4, *б*). Что касается желтого пятна в зеве венчиков *G. tetrahit*, то оно не всегда четко выражено и иногда вовсе отсутствует.

Напротив, среди венчиков *G. bifida*, у которых на средней доле располагается сплошное лиловое или пурпурное пятно (рис. 3, *б*), мы встречали рисунки из четких пурпурных линий, почти полностью соответствующие описанию *G. tetrahit*, данному Е. Масловой и М. Игнатовым (рис. 3, *д*). Вместе с тем у большинства изученных растений *G. bifida* на средней доле отсутствует сетчатая структура, но у некоторых имеются дополнительные темно-пурпурные черточки, соединяющие линии друг с другом, иногда рисунок практически не выражен и представлен только вертикальными линиями, создающими его контур, а внутри все элементы отсутствуют. При внимательном рассмотрении средней доли нижней губы экземпляров *G. bifida* видно, что в зеве может располагаться бледное, едва заметное желтое (рис. 3, *г*) или яркое серно-желтое пятно, хотя у некоторых экземпляров это пятно доходит до половины нижней губы, тогда как у других едва занимает 1/3. Исходя из проведенных исследований, использовать детали рисунка средней доли нижней губы венчика в качестве диагностических ни для гербарных экземпляров, ни для определения растений в естественных условиях нам представляется нецелесообразным ввиду большого размаха изменчивости этого признака.

Таким образом, значения каждого признака, по которым различаются *G. tetrahit* и *G. bifida*, перекрываются или имеют плавный переход от одного к другому. Поэтому более или менее достоверное различие этих видов возможно на основе анализа комплекса признаков формы и размеры венчика, особенно это касается формы нижней губы (у *G. bifida* — двунадрезанная, у *G. tetrahit* — цельная или волнистая), а также особенностей опушения листовых пластинок и стебля.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ *G. TETRAHIT* И *G. BIFIDA*

1. Железистые волоски более или менее равномерно распределены по всей длине междоузлий; нижняя сторона листовой пластинки густо опушена щетинковидными волосками; рожковидные выпуклины (апофизы) в виде усеченного конуса менее 0.6 мм дл; боковые доли нижней губы венчика прямоугольной или овальной формы, средняя доля нижней губы венчика в самой широкой части 1.4—1.9 мм дл., 2 мм шир., на верхушке двунадрезанная, по отцветании — с завернутыми краями . . . . *G. bifida*.

\+ Железистые волоски чаще встречаются на утолщениях стебля под узлами; единичные щетинковидные волоски на нижней стороне листовой пластинки располагаются только по жилкам; рожковидные выпуклины (апофизы) в виде удлиненного конуса более 0.6 мм дл.; боковые доли ниж-

ней губы венчика округло-яйцевидной формы, средняя доля нижней губы венчика в самой широкой части 2.1—2.5 мм дл., 4 мм шир., иногда на верхушке волнистая, но никогда не двунадрезанная, по отцветании — с плоскими краями . . . . *G. tetrahit.*

Благодарности

Авторы выражают благодарность К. Г. Ткаченко, А. Н. Ивановой (БИН РАН) за помощь при проведении отдельных фотосъемок.

Работа выполнена при поддержке программы фундаментальных исследований РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова А. Г. Род Пикульник — *Galeopsis* L. // П. Ф. Маевский. Флора Средней полосы европейской части СССР. Изд. 9. Л., 1964. С. 492—493.

Гладкова В. Н. Род Пикульник — *Galeopsis* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 157—160.

Иллюстрированный определитель растений Карельского перешейка. СПб., 2000. 478 с.

Клоков М. В. Жабрій — *Galeopsis* L. // Флора УРСР. Київ. 1960. Т. 9. С. 125—130.

Маслова Е. В., Игнатова М. С. Об отличиях *G. tetrahit* и *G. bifida* // Матер. конф. «Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов» (5—7 июля 2005 года). М., 2005. С. 334—336.

Юзепчук С. В. Род Пикульник — *Galeopsis* L. — Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. 21. С. 111—124.

Boenninghausen C. M. F. Florae Monasteriensis. Westphalorum, 1824. 333 p.

Briquet J. Monographie du genre *Galeopsis*. Bruxelles, 1893. 319 p.

Müntzing A. Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis* with special reference to the nature and inheritance of partial sterility // Hereditas, 1930. Bd 10. S. 13—341.

Müntzing A. Cytogenetic investigations on synthetic *Galeopsis tetrahit* // Hereditas, 1932. Bd 16. S. 105—154.

Porsch O. Die österreichischen Galeopsisarten der Untergattung *Tetrahit* Reichb. // Abhandl. Zool. Bot. Ges. 1903. Vol. 2. S. 1—1011.

Řehořek V. Československé druhy rodu *Galeopsis* sekcie *Tetrahit* // Acta Inst. Bot. Acad. Sci. Slov. Ser. A. 1974. P. 51—71.

Townsend C. C. Gen. *Galeopsis* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 145—147.

Wettstein R. Galeopsis bifida Boenn. // A. Kerner. Flora exsiccata Austro-Hungarica. 1892. N 2137.

SUMMARY

The paper deals with the critical estimation of taxonomic value of the characters traditionally used to distinct *Galeopsis bifida* from *G. tetrahit*.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(470.44)

© Е. А. Архипова, М. А. Березуцкий, А. Ю. Бочкова, О. В. Костецкий, О. В. Седова, Л. А. Серова, И. В. Скворцова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ФЛОРЫ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

E. A. ARHIPOVA, M. A. BEREZUTSKY, A. Yu. BOCHKOVA, O. V. KOSTETSKY, O. V. SEDOVA, L. A. SEROVA, I. V. SKVORTSOVA. NEW AND RARE SPECIES IN THE FLORA OF SARATOV REGION

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410012 Саратов, ул. Московская, 156
Факс (8452) 224-16-96
E-mail: laserova@mail.ru
Поступила 30.03.2005
Окончательный вариант получен 27.09.2006

Сообщается о находках 8 новых и 16 редких для флоры Саратовской обл. видов сосудистых растений. *Damasonium* Mill. является новым аборигенным родом для области, а *Asparagus brachyphyllus* Turcz. (*A. pallasii* Miscz.) — новым аборигенным видом для территории Средней России.
Ключевые слова: флора, Саратовская обл., новые и редкие виды.

Флора Саратовской обл. интенсивно изучается уже более 100 лет. К настоящему времени имеется несколько обобщающих работ по данной территории: «Конспект флоры Саратовской области» (1977—1983), «Растения Саратовского Правобережья» (Еленевский, Радыгина, Буланый, 2000) и др. Тем не менее видовой состав сосудистых растений области выявлен еще недостаточно полно. Об этом свидетельствуют находки новых для данной территории аборигенных родов и видов, в том числе, сделанные в ближайших окрестностях областного центра. Многие виды известны лишь по сборам начала XX в.; требуется подтверждение их современного присутствия во флоре. К настоящему времени остается неисследованной также адвентивная фракция, видовой состав которой во многом определяет направление дальнейших изменений флоры и фауны региона.

Ниже приводятся сведения о сборах, сделанных в ходе экспедиций по области за последние годы, а также выявленных в процессе обработки гербария Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского (SARAT). Звездочкой (*) отмечены адвентивные виды.

Lycopodium clavatum L. Петровский р-н, в 2 км западнее с. Ножкино, склон песчаного карьера, заросшего березой и сосной, 15 VII 2006, О. Седова. Количество особей довольно велико, но занимаемая ими площадь небольшая. Растения проходят полный жизненный цикл. В «Конспекте флоры Саратовской области» (1977—1983) по старым данным приводится для Балашовского р-на. В «Определителе сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги)» (Еленевский и др., 2001) указывается, что этот вид плауна в последние годы в области не отмечался. Недавно плаун булавовидный был собран в Базарно-Карабулакском р-не (Буланый, Киреев, 2004б).

Potamogeton friesii Rupr. Татищевский р-н, северо-западная окраина пос. Татищево, пруд, 10 VIII 1996, М. Березуцкий. Встречается в массовом количестве. Для области этот вид рдеста указывался лишь в начале XX в. (Янишевский, 1921).

Damasonium alisma Mill. Алгайский р-н, Лиман Урусов, в 11 км к северу от с. Варфоломеевка, 21 VI 1956, Бирюкова. Новый аборигенный вид и род для флоры области. Цитируемый сбор, очевидно был пропущен составителями «Конспекта флоры Саратовской области» (1977—1983).

**Panicum barbipulvinatum* Nash. Г. Саратов, ж.-д. станция «Трофимовский-1», ж.-д. насыпь, 27 IX 2002, М. Березуцкий. Второе указание вида для территории области. Ранее вид собирался А. П. Сухоруковым на ж.-д. насыпи в Балашовском р-не (Березуцкий и др., 2000).

Carex lasiocarpa Ehrh. Новобурасский р-н, окр. пос. Новые Бурасы, болото «Моховое», 22 VII 2004, Е. Архипова. В монографии «Растения Саратовского Правобережья» (Еленевский и др., 2000) указывается лишь для двух пунктов. Как уязвимый вид осока волосистоплодная требует охраны на территории области.

Scirpus melanospermus C. A. Mey. Г. Саратов, Громовские пруды, 22 VI 1936, определил М. Березуцкий. Не приводится в монографии «Растения Саратовского Правобережья» (Еленевский и др., 2000). Современные сборы с территории области отсутствуют.

S. triqueter L. Вольский р-н, устье р. Терсянки, устье р. Большой Иргиз, 21 VIII 2005; Воскресенский р-н, с. Чардым, берег р. Волги; Энгельсский р-н, с. Генеральское, берег р. Волги, 14 VIII 2006, О. Седова. Отмечен на мелководьях с песчаными и илисто-песчаными грунтами при глубине от 20 до 70 см. Формирует монодоминантные ценозы с проективным покрытием 60—80 %, реже образует смешанные ценозы, где является доминантом. Для территории Саратовской обл. указывается впервые. Приводится для Волгоградской и Астраханской областей, Башкортостана (Лисицина и др., 1993).

Asparagus brachyphyllus Turcz. (*A. pallasii* Miscz.). Окрестности г. Саратова, между поселками Сторожевка и Латухино, пойма р. Курдюм, засоленное местообитание, 3 IX 2003, М. Березуцкий. Новый аборигенный вид для флоры области и Средней России в целом. В этом же пункте найдено несколько особей *Thellungiella salsuginea* (Pall.) O. E. Schulz (см. далее) и *Camphorosma songorica* Bunge (Буланый, Киреев, 2004б). Указанные местонахождения являются единственными на территории Средней России и крайними северными точками ареалов этих таксонов в европейской части России. Засоленные местообитания среднего течения р. Курдюм требуют более глубокого флористического исследования с последующей организацией здесь резерватов и мониторинговых наблюдений.

**Cerastium arvense* L. Окраина г. Саратова, 800 м севернее пос. Заплатиновка, молодые посадки древесных культур на степном участке с каменистым субстратом, 17 V 2003, М. Березуцкий. Вид не отмечался в области с начала XX в. (Келлер, 1901).

Buschia lateriflora (DC.) Ovcz. Духовницкий р-н, оз. Моховое, 8 VII 1960, Л. С. Крашенинникова. Второе местонахождение вида на территории области. Ранее указывался А. О. Тарасовым (1970) для Новоузенского р-на.

Ranunculus lingus L. Хвалынский р-н, национальный парк «Хвалынский», квартал № 26 Алексеевского лесничества, болото, 21 VI 2004, Е. Архипова, Л. Серова, М. Березуцкий. Очень редкий вид. В монографии «Растения Саратовского Правобережья» (Еленевский и др., 2000) указывается лишь одно местонахождение. Данный таксон необходимо включить в список охраняемых на территории области.

**Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC. Г. Вольск, завод «Большевик», ж.-д. насыпь, 15 V 2004, И. Скворцова, М. Березуцкий. Для территории области указывается впервые. В Центральном регионе европейской части России М. И. Котовым (1979) приводится для Ленинградской обл., В. И. Дорофеевым (2002) — для нескольких областей. Наблюдения за видом в данном местонахождении в течение нескольких лет показали, что численность особей является очень нестабильной.

Thellungiella salsuginea (Pall.) O. E. Schulz. Окрестности г. Саратова, в 3 км юго-западнее пос. Латухино, пойма р. Курдюм, зоогенно нарушенное засоленное местообитание, 4 VI 2003, М. Березуцкий. В пойме р. Курдюм, у станции Курдюм, вид собирался в 1919 г. А. И. Введенским (Дорофеев, 2002). Большая часть особей приурочена к «кротовинам» слепышей. Некоторые экземпляры встречаются на антропогенно нарушенных участках. В ненарушенных растительных сообществах *Thellungiella* представлена лишь незначительным числом особей. А. Г. Еленевский с соавт. (2000) указывает данный вид как давно не собиравшийся. Примерно в этом же пункте более 50 лет назад вид отмечался Е. К. Кох (1948). К настоящему времени выявлено еще одно местонахождение в полупустынной зоне Саратовского Заволжья (Буланый, Киреев, 2004а).

**Armeniaca vulgaris* Lam. Красноармейский р-н, в 2.5 км южнее с. Нижняя Банновка, берег р. Волги, 7 VIII 2004, И. Скворцова, М. Березуцкий. Первое указание на произрастание абрикоса в области вне культуры. В данном пункте имеется один взрослый экземпляр около 4 м выс. Диаспоры абрикоса обыкновенного, вероятно, занесены сюда отдыхающими или рыбаками. В приволжских районах области многие сорта абрикоса без существенных повреждений выносят зимние температуры, регулярно плодоносят и на дачных участках дают самосев. Ювенильные экземпляры этого вида спорадически встречаются на ж.-д. насыпях области. Интересным является факт, что недалеко от с. Нижняя Банновка ранее была отмечена натурализация в лесные экосистемы *Cerasus avium* L. (Скворцов, 1995).

**Rosa rubiginosa* L. Окр. г. Саратова, лесопарк «Кумысная поляна», опушка леса, 9 VI 2001, 19 IX 2002, М. Березуцкий. Определение подтверждено И. О. Бузуновой. В одичавшем состоянии для области указывается впервые. В лесном массиве «Кумысная поляна» встречается в нескольких пунктах на опушках, полянах, обочинах дорог. Некоторые экземпляры являются плодоносящими и дают самосев. В культуре в окрестностях г. Саратова редко встречается в составе кустарникового яруса искусственных лесопосадок.

**Amorpha fruticosa* L. Окрестности г. Энгельса, район пос. Новое Осокорье, берег р. Волги, 16 VIII 1999, М. Березуцкий. Второе указание на произрастание вида на территории области вне культуры. В этом же районе отдельные одичавшие экземпляры этого кустарника наблюдались Е. А. Киреевым (устное сообщение) на волжском острове. Аморфа кустарниковая культивируется на территории области около 100 лет и в настоящее время спорадически встречается в искусственных лесных насаждениях, образуя в некоторых местах самосев. Ранее отмечалась массовая натурализация этого растения в пойме р. Еруслан в окр. с. Дьяковка (Березуцкий

и др., 2000), где оно стало выступать в качестве доминанта и содоминанта кустарникового яруса, производя обильный и разновозрастный самосев. И. Б. Миловидова (1975) отмечает семенное возобновление аморфы в старом заброшенном питомнике в окрестностях с. Злобовка.

**Aesculus hippocastanum* L. Окр. г. Саратова, район дома отдыха «Волжские дали», берег р. Волги, 21 VII 2003, М. Березуцкий. Для территории области вне культуры указывается впервые. В выявленном местонахождении имеется один ювенильный экземпляр около 1 м выс. Семена, очевидно, занесены из парка дома отдыха «Волжские дали», который располагается в нескольких сотнях метров. В парке, а также в некоторых других пунктах г. Саратова конский каштан в благоприятные по климатическим условиям годы дает многочисленный самосев.

Elatine hydropiper L. 1) Г. Саратов, пруд в микрорайоне «Торговый центр», на илистом субстрате, 21 VIII 2004, А. Бочкова; 2) там же, 8 XI 2004, М. Березуцкий. Для Саратовской обл. указывается лишь по сборам конца XIX—первой трети XX в. (Траншель, 1894; Чернов, 1928, 1930). Пруд, в котором обнаружен повойничек перечный, находится в густонаселенном районе города и подвергается интенсивному воздействию различных антропогенных факторов (рекреационная нагрузка, осушение на зимний период и т. д.). Высшая водная и прибрежно-водная растительность в данном пруду практически отсутствует. Обращает на себя внимание, что находки давно не собиравшихся водных видов (*Elatine hydropiper*, *Potamogeton friesii*) сделаны нами не в естественных водоемах области, а в прудах. Очевидно, флора малых искусственных водоемов области требует более глубокого изучения.

Thymelaea passerina (L.) Coss. et Germ. Новоузенский р-н, окр. хутора Богачев, нарушенный степной участок, 10 VIII 2003, О. Костецкий. В «Конспекте флоры Саратовской области» (1977—1983) не приводится для территории Заволжья.

**Anchusa officinalis* L. Вольский р-н, г. Вольск, станция «Малыковка», ж.-д. насыпь, 30 VI 2002, И. Скворцова, М. Березуцкий. Собранные экземпляры характеризуются более мелкими размерами чашечки (7—8 мм), чем у типичной *A. officinalis*. При определении данных образцов мы основывались на рекомендациях М. Г. Попова (1953), что наиболее показательными отличительными признаками *A. officinalis* от *A. procera* Bess. являются рыхлые при плодоношении завитки и столбики, выдающиеся из чашечки после опадения венчика. В «Конспекте флоры Саратовской области» (1977—1983) и сводке «Растения Саратовского Правобережья» (Еленевский и др., 2000) вид указывается только для Саратовского р-на, откуда известен еще по монографии В. Я. Цингера (1886). По нашим данным, воловик лекарственный является обычным растением на ж.-д. насыпях в окр. г. Вольска. В Вольском р-не ранее собирался в 1926 г. В. Н. Черновым (1927) вблизи жилья у р. Верхняя Малыковка.

Lonicera xylosteum L. Хвалынский р-н, национальный парк «Хвалынский», окр. лагеря «Лесная поляна», клено-липняк на склоне холма, 16 V 2004, Е. Архипова, Л. Серова. На территории национального парка встречается в массовом количестве. В монографии А. Г. Еленевского с соавт. (Еленевский и др., 2000), указываются лишь два местонахождения этого кустарника. Нами жимолость лесная наблюдалась также в окр. г. Саратова и в Татищевском р-не.

**Gaillardia aristata* Pursh. Окр. г. Энгельса, район пос. Мостотряд, берег р. Волги, разреженные ивовые заросли, на песчаном субстрате, 23 VII 2002, О. Костец-

кий. Первый зафиксированный в области случай натурализации данного декоративного травянистого многолетника. В выявленном местонахождении обнаружено незначительное количество особей. Однако растения проходят полный жизненный цикл и дают семенное возобновление.

Galatella biflora (L.) Nees. Татищевский р-н, в 3.5 км юго-западнее пос. Латухино, пойма р. Курдюм, засоленный луг, 3 IX 2003, М. Березуцкий. А. Г. Еленевский с соавт. (2000) считают галателлу двуцветковую очень редким в Правобережье области видом и приводят лишь одно местонахождение в Вольском р-не. По нашим данным, вид встречается во многих других пунктах области, в том числе является нередким в окр. г. Саратова.

**Lagoseris sancta* (L.) K. Maly. Красноармейский р-н, окр. с. Каменка, ж.-д. насыпь, 29 V 2004, И. Скворцова, М. Березуцкий. Второе указание этого адвентивного вида для области. Ранее нами лагозерис отмечался в большом количестве особей на ж.-д. насыпях и прилегающих территориях на южной окраине г. Саратова (Березуцкий и др., 2004).

Гербарные сборы приведенных видов хранятся в Гербарии Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского (SARAT), большинство дублетов передано в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность за подтверждение правильности определения растений И. О. Бузуновой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березуцкий М. А., Мавродиев Е. В., Сухоруков А. П. Заметки о новых, редких и критических таксонах флоры юго-востока Европы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 6. С. 63—65.

Березуцкий М. А., Панин А. В., Серова Л. А., Шилова И. В. Флористические находки в Саратовской области // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 2. С. 320—323.

Буланый Ю. И., Киреев Е. А. Дополнение к флоре Саратовской области // Бюл. Бот. сада СГУ. Вып. 3. 2004а. С. 7—9.

Буланый Ю. И., Киреев Е. А. О находках некоторых редких и интересных растений флоры Саратовской области // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Вып. 7. 2004б. С. 81—84.

Дорофеев В. И. Крестоцветные (*Cruciferae* Juss.) Европейской России // Turczaninowia. 2002. Т. 5. Вып. 3. С. 5—115.

Еленевский А. Г., Радыгина В. И., Буланый Ю. И. Растения Саратовского Правобережья (конспект флоры). Саратов, 2000. 102 с.

Еленевский А. Г., Радыгина В. И., Буланый Ю. И. Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М., 2001. 278 с.

Келлер Б. А. Ботанико-географические исследования в Саратовской губернии // Тр. О-ва естествоисп. при Императорском Казанском университете. 1901. Т. 35. Вып. 4. С. 1—180.

Конспект флоры Саратовской области / Под ред. проф. А. А. Чигуряевой. Саратов, 1977. 1983. Ч. 1—4.

Котов М. И. Семейство *Brassicaceae* Burnett — Крестоцветные // Флора европейской части СССР. 1979. Т. 4. С. 30—148.

Кох Е. К. Растительность пойм некоторых малых рек Юго-Востока: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1948. 15 с.

Лисицина Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов Волжского бассейна (определитель цветковых растений). СПб., 1993. 220 с.

Миловидова И. Б. Натурализация экзотов в дубравах окрестностей с. Злобовка // Вопросы ботаники Юго-Востока. 1975. Вып. 1. С. 46—52.

Попов М. Г. Семейство Бурачниковые — *Boraginaceae* // Флора СССР. Т. 19. М.; Л., 1953. С. 97—691.

Скворцов А. К. К изучению флоры Саратовской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 4. С. 81—94.

Тарасов А. О. Виды флоры Южного Заволжья, пропущенные во «Флоре Юго-Востока» // Почвы и растительность Юго-Востока. Саратов, 1970. С. 80—90.

Траншель В. А. Флора Падов // Пады. Имение В. Л. Нарышкина. Естественно-исторический очерк. СПб., 1894. С. 167—224.

Цингер В. Я. Сборник сведений о флоре Средней России. М., 1886. 520 с.

Чернов В. Н. К флоре Вольского уезда Саратовской губернии // Изв. Сарат. о-ва естествоисп. 1927. Т. 2. Вып. 1. С. 47—52.

Чернов В. Н. К флоре Петровского и северной части Саратовского уездов // Изв. Сарат. о-ва естествоисп. 1928. Т. 2. Вып. 2. С. 96—104.

Чернов В. Н. Определитель водных растений Нижне-Волжского края. Саратов, 1930. 78 с.

Янишевский Д. Е. Несколько данных о редких растениях флоры Юго-Восточного Края Европейской России // Работы Волжской биологической станции. 1921. Т. 6. № 2. С. 61—84.

SUMMARY

The records of 8 new and 16 rare species in the Saratov Region flora are reported. *Damasonium* Mill. is a new aboriginal genus to the region, and *Asparagus brachyphyllus* Turcz. (*A. pallasii* Miscz.) is a new aboriginal species to the Middle Russia.

УДК 581.9(575.2) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 8

© Г. А. Лазьков, Ж. А. Редина

О НЕКОТОРЫХ АДВЕНТИВНЫХ ВИДАХ РАСТЕНИЙ В КИРГИЗИИ

G. A. LAZKOV, Zh. A. REDINA. ON SOME ADVENTIVE PLANT SPECIES IN KIRGHIZIA

Биолого-почвенный институт НАН Кыргызстана, Лаборатория флоры (FRU)
Кыргызстан, 720071, Бишкек, пр. Чуй, 265
E-mail: glazkov1963@mail.ru
Поступила 23.01.2007

Содержатся сведения о новых для Киргизии и ее отдельных регионов адвентивных видов из разных семейств.
Ключевые слова: адвентивные виды, Киргизия.

В течение ряда лет нами проводился сбор гербария в различных районах Киргизии. В результате определения этих сборов выявлено несколько новых адвентивных видов для Киргизии в целом и ее отдельных регионов. Большая часть сборов относится к Чуйской долине, где наиболее сильно сказывается антропогенное влияние. Большинство адвентивных видов относится к семействам *Umbelliferae* и *Asteraceae*. Аннотированный список находок приводится ниже. Гербарные материалы, подтверждающие находки, переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), дубликаты находятся в Гербарии Биолого-почвенного института НАН КР (FRU).

Anthriscus caucalis Bieb.

«Чуйская долина, г. Бишкек, ул. Калинина, близ дома 275, 25 V 2004, Г. А. Лазьков». Данное растение расширяет свой ареал и, возможно, скоро станет обычным в рудеральной флоре города. Семена легко распространяются благодаря наличию

цепляющихся щетинок на плодах. Вид не приводился не только для Киргизии, но и для Средней Азии, так как отсутствует в «Определителе растений Средней Азии» (Пименов, 1983). Распространен в Средиземноморье, Средней, Атлантической и Восточной Европе, на Кавказе. В Северной Америке и Новой Зеландии встречается как заносное (Виноградова, 2004). Относится к числу сорняков.

Apium graveolens L.

«Чуйская долина, г. Бишкек, ул. Бакинская, близ конно-спортивной школы, 15 VII 2006, Ж. А. Редина». Встречается небольшими группами и единичными особями. М. Г. Пименов и Е. В. Клюйков (2002) приводят данный вид для Киргизии только из окрестностей г. Джалал-Абада. Вид очень широко распространен и культивируется как пищевое растение. Наша находка, вероятно, относится к одичавшим растениям.

Chaerophyllum bulbosum L.

«Чуйская долина, г. Бишкек, перекресток улиц Панфилова и пр. Чуй, 25 VII 2006, Ж. А. Редина». Встречается и в других районах Бишкека, где появился в 2006 г. на недавно созданных газонах. По-видимому, был занесен с газонной землей или семенами газонных трав. Естественно вид обитает в Европе, Средиземноморье, на Кавказе и Иране, а также на севере Средней Азии и как заносное в Северной Америке (Пименов, 1983; Виноградова, 2004). Таким образом, его занос вероятен с различных территорий.

Chaerophyllum temulum L.

«Чуйская долина, г. Бишкек, перекресток улиц Молодой Гвардии и Токтогула, 24 V 2004, Г. А. Лазьков». Собран всего один экземпляр и в дальнейшем растения этого вида не наблюдались. Вид не приводился не только для Киргизии, но и для Средней Азии, так как отсутствует в «Определителе растений Средней Азии» (Пименов, 1983). Вид распространен в Средней Европе, Средиземноморье и Малой Азии и Северной Африке. Таким образом, его занос вероятен с различных территорий.

Pastinaca sativa L.

«Чуйская долина, г. Бишкек, перекресток улиц Васильева и Бакинской, 28 VI 2006, Ж. А. Редина». Встречается небольшими группами и единичными особями. Вид очень широко распространен и культивируется как пищевое растение. Из Средней Азии М. Г. Пименов (1983) приводит данный вид только для Казахстана. Наша находка, вероятно, относится к одичавшим растениям.

Asclepias syriaca L.

«Чуйская долина, г. Бишкек, перекресток ул. Панфилова и пер. Кукурузного, 3 VIII 2006, Ж. А. Редина». Естественно произрастает в Северной Америке. В Киргизии был известен только в культуре и выращивался для производства полувысыхающего масла и других целей (Шпота, 1959). В настоящее время растение дичает и легко распространяется, так как его семена снабжены летучками.

Persicaria orientalis (L.) Spach.

«Чуйская долина, с. Озерное, пшеничное поле, у арыка, 25 VII 2006, Ж. А. Редина». Встречается от Дальнего Востока до Восточной Европы, Индии и Ирана (Комаров, 1936). В Киргизии вид иногда выращивается в качестве декоративного растения (Кащенко, 1953).

Crambe orientalis L.

«Киргизский хр., северный макросклон, между городами Кант и Иссык-Ата, ~ в 4 км северо-западнее с. Иссык-Ата, дачный поселок, h ~ 1000 м, 23 V 2006, Г. А. Лазьков; там же, междуречье рек Ала-Арча-Аламедин, предгорья Бещ-Кунгей, 28 IV 2006, он же; Чуйская долина, ж.-д. переезд близ с. Петровка, 28 VIII 2006, он же; город Бишкек, близ ж.-д. моста через пр. Манаса, 28 VI 2006, он же». Вид естественно распространен от Палестины до Закавказья, Турции и Ирана (Бочанцев, 1977). В Средней Азии известен из Туркмении (Никитин, Гельдиханов, 1988). В качестве заносного растения вид начал свое распространение с Западного Тянь-Шаня, откуда был по ошибке описан как *C. amabilis* Butkov et Majlun. Это было установлено В. П. Бочанцевым (1977). В Чуйской долине большинство местонахождений вида находится около железных дорог, что показывает на возможные пути распространения данного растения. Однако единичные особи были найдены в естественных ценозах, что свидетельствует о возможности натурализации. Необходимо отметить, что, согласно гербарным материалам, хранящимся в LE, данный вид в последнее время достаточно широко распространился и в Казахстане: «Южн. Казахстан, пестроцветные чули между Джилгой и Шаранханой, по обочине пахоты, 22 VI 1973, № 25а, Р. В. Камелин; Казахская ССР, Чимкентская обл., Ленинский р-н, хр. Каржантау, в 40 км к северу от пос. Черняевка, вдоль дороги, 30 IV 1980, № 79, В. П. Бочанцев, Н. П. Литвинова; там же, хр. Боролдайтау, в 7 км от пос. Жиланды, крупнозлаково-разнотравное сообщество, 11 V 1980, № 342, они же; Джамбульская обл., в 48 км от г. Байкадам, к востоку вдоль шоссе Акколь, осоковый полынник на супеси, высота 450 м над ур. м., 26 V 1980, № 863, они же; Чу-Илийские горы, долина р. Копа, в 4 км от пос. Ишкели-Курдай, осоковый полынник, высота 950 м над ур. м., 8 VI 1980, № 1302, они же».

Pyrethum coccineum (Willd.) Worosch.

«Тонский р-н, северный макросклон хребет Терскей Ала-Тоо, бассейн р. Карала-Арча, луга на лесной опушке, 16 VIII 2006, Б. А. Султанова». Вид, естественно произрастающий на Кавказе, в Турции и Иране. Часто выращивается в качестве декоративного, а также для получения инсектицидных препаратов и известен под названием «персидская ромашка» (Цвелёв, 1961). Возможно, найденные растения это остатки былой культуры. Однако, по сообщению коллектора, они произрастали в естественных сообществах.

Rudbeckia hirta L.

«Атойнокский хр., ущелье р. Курп-Сай, берег реки, 26 VII 2004, Г. А. Лазьков». Все виды рудбекий указаны в Киргизии как только культивируемые садовые растения (Султанова, 1965). Однако наши растения найдены в значительном удалении от жилья, на берегу реки.

Silphium perfoliatum L.

«Чуйская долина, с. Озерное, пшеничное поле, 25 VII 2006, Ж. А. Редина». В данной популяции вид представлен довольно обильно. Естественно произрастает в Северной Америке. В бывшем СССР делались попытки ввести этот вид в культуру в качестве кормового растения для получения большой массы. По-видимому, растения, найденные нами, являются остатками этой культуры. Из-за мощных корневищ при достаточном распространении может стать трудноискоренимым сорняком.

Благодарности

Авторы благодарны М. Г. Пименову и Н. Н. Цвелёву за помощь в определении некоторых растений.

Полевые исследования по сбору материала частично осуществлялись при финансовой поддержке проекта Международного научно-технического центра (МНТЦ). Грант KP-973: «Сохранение и использование гермоплазмы дикорастущей флоры Кыргызстана для решения генетико-селекционных и народнохозяйственных задач». «Conservation and use of germoplazm of Kyrgyzstan's wild flora for management of genetic-selection and economical tasks».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочанцев В. П. Что такое *Crambe amabilis* Butk. et Majlun? // Новости систематики высших растений. 1977. Т. 14. С. 95—96.

Виноградова В. М. Род Купырь — *Anthriscus* Pers. // Флора Восточной Европы. М.; СПб., 2004. С. 426—429.

Кащенко Л. И. Род *Polygonum* — Горец // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1953. Т. 4. С. 124—147.

Комаров В. Л. Род Горец — *Polygonum* // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 594—701.

Никитин В. В., Гельдиханов А. М. Определитель растений Туркменистана. Л., 1988. 680 с.

Пименов М. Г. Сем. *Umbelliferae* — Зонтичные // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1983. Т. 7. С. 167—322.

Пименов М. Г., Клюйков Е. В. Зонтичные (*Umbelliferae*) Киргизии. М., 2002. 288 с.

Султанова Р. М. Род *Rudbeckia* L. — Рудбекия // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1965. Т. 11. С. 95—97.

Шпота Е. И. Семейство Ластовниевые — *Asclepidaceae* Lindl. // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1959. Т. 8. С. 205—208.

Цвелёв Н. Н. Род Пиретрум (Ромашник, Поповник) — *Pyrethrum* // Флора СССР. М.; Л., 1961. Т. 26. С. 181—261.

SUMMARY

Data are presented on adventive species new to Kirghizia and its different regions.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.9

© Р. В. Камелин,[1] Дж. Курбанов[2]

РЕДКИЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ХРЕБТА МАЛЫЙ БАЛХАН (ТУРКМЕНИСТАН)

R. V. KAMELIN, J. KURBANOV. RARE SPECIES OF VASCULAR PLANTS OF THE MINOR BALKHAN MOUNTAIN RANGE (TURKMENISTAN)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
[2] Национальный институт пустынь, растительного и животного мира
Министерства природы Туркменистана
744000 Ашхабад
Поступила 26.02.2007

Характеризуются некоторые особенности малоизученной флоры хр. Малый Балхан и наиболее интересные редкие виды этой флоры.

Ключевые слова: Туркменистан, горы Малый Балхан, флора, эндемики, редкие виды, история флоры.

Небольшой хр. Малый Балхан, входящий в систему хребтов Северо-Западного Копетдага, расположен между высокими хребтами Большого Балхана и Кюрендага в 50 км юго-восточнее г. Небитдаг. С северо-востока на юго-запад он тянется примерно на 65 км при наибольшей ширине в средней части до 36 км. Площадь хребта равна примерно 1700 км^2. Как и многие другие горы Северо-Западного Копетдага, Малый Балхан асимметричен. Его северный макросклон более крутой, чем южный. Привершинная часть представляет небольшое полого снижающееся к востоку плато. Наиболее высокие части плато достигают 780—820 м над ур. м., с северо-востока к хребту примыкает возвышенный песчаный массив Четли, а с запада — более крупный, навеянный на останцовую возвышенность, массив песков Кумдаг. От возвышающегося на севере хр. Большого Балхана (до 1880 м выс.) Малый Балхан отделяется равниной низкого уровня, бóльшая часть которой является древней долиной Пра-Амударьи (Западный Узбой), а меньшая — уровнем древней трансгрессии Каспия. С юга наклонная равнина более высокого уровня отделяет Малый Балхан от хр. Кюрендаг. Обе равнины — типичные глинистые пустыни с обширными такырами и солончаковатыми понижениями, но на юге среди равнины есть еще и небольшие останцовые возвышенности Сыртанлы и Боядаг.

Вершинные части Малого Балхана сложены известняками нижнего мела, ниже их проявляются верхнемеловые и палеогеновые отложения (мергели, глины), а у подножий хребта широко представлены песчаники четвертичного возраста (Геология.., 1972). Возраст основного поднятия хребта неогеново-ранне-четвертичный. Климат этого региона жарко-умеренный и крайне засушливый, осадков мало, снега почти нет (зимы вегетационные). Ливневые осадки весной способствуют размыву систем временны́х русел, в части которых есть и временны́е родники с солоноватой водой (летом пересыхающие). Постоянных водотоков нет.

Развитые на различных подстилающих породах почвы весьма разнообразны, но большей частью маломощны и бедны гумусом. Это бурые пустынные почвы на глинах, сероземы на лёссах, коричневые карбонатные на мергелях и известняках. Многие почвы засолены или резко размыты до материнских пород, нередки и навеянные песчаные прослои.

Растительный мир Малого Балхана изучен крайне поверхностно, что в первую очередь связано с трудностью работ в нем при отсутствии источников (и колодцев). Краткий очерк растительности был дан Р. П. Тарасовым (1954) более чем полвека назад, а в приложенном к нему предварительном списке сосудистых растений числилось немногим более 300 видов. По нашим, тоже весьма неполным, сведениям, следует увеличить это число по крайней мере вдвое. Более того принципиально важные находки Дж. Курбанова, сделанные в последние годы, свидетельствуют о том, что и эта цифра существенно возрастет.

Несмотря на небольшие высоты над уровнем моря, в Малом Балхане ясно проявляется вертикальная поясность растительности, причем весьма сходная с более высокими хребтами Северо-Западного Копетдага (Курбанов, 1988, 1992). До высот примерно в 350—400 м здесь господствуют комплексы пустынной растительности. Особенно широко распространены ценозы высокого полукустарника *Salsola richteri* (Moq.) Karel. (черкез), некоторых полыней, общих для более низких высот Западной Туркмении, — *Artemisia kemrudica* Krasch., *A. deserti* Krash., боялычей *Salsola arbuscula* Pall., *S. arbusculiformis* Drob., обогащенные такими южно-туранскими псаммофитами, как *Smirnowia turkestana* Bunge, *Ammothamnus lehmannii* Bunge, *Dendrostellera turkmenorum* Pobed. Более горный характер пустынного комплекса подчеркивается концентрацией гипсофильных и кальцефильных видов, связанных с пестроцветными глинами и песчаниками, а отчасти — с мергелем, таких как *Salsola aucheri* (Moq.) Bunge, *Halothamnus glaucus* (M. Bieb.) Botsch., *H. hispidalus* (Bunge) Botsch., *Artemisia gypsacea* Krasch., M. Pop. et Lincz., *Zygophyllum miniatum* Cham. et Schleht., *Z. eichwaldii* C. A. Mey. и др. Вообще можно говорить и о том, что в нижнем поясе Малого Балхана наблюдается особая концентрация различных южно-туранских пустынных видов, как обще-южно-туранских (ряд видов *Calligonum*, *Stipagrostis*, *Ephedra* и др.), так и каракумских и западно-туркменских (пригирканских).

От 300 м и примерно до 500—600 м количество пустынных видов, общих с равнинами Южного Турана, снижается. Здесь начинают преобладать собственно низкогорные (и среднегорные) виды кустарников, полукустарников и трав, преимущественно ксерофильных или мезоксерофильных. Особенно широко распространен в Малом Балхане крупный кустарник *Zygophyllum atriplicoides* Fisch. et Mey. Менее обильны *Amygdalus turcomanica* Lincz., *Cerasus microcarpa* (C. A. Mey.) Boiss., *C. turcomanica* Pojark., *C. pseudoprostrata* Pojark. (наиболее редкий), *Caragana grandiflora* (M. Bieb.) DC., *Rhamnus sintenisii* Rech. f., *Atraphaxis spinosa* L. Сообщества кустарников обычно сильно разрежены, но с ними связаны характерные полусаванные группировки: то с господством видов низкотравных полусаванн *Poa bulbosa* L. s. l., *P. sinaica* Steud., *Carex pachystilis* J. Gay, то с большим числом эфемерных однолетних видов злаков (виды родов *Eremopyrum*, *Aegilops*, *Bromus*, *Anisantha*, *Vulpia*, *Taeniatherum* и др.), гвоздичных, крестоцветных, бобовых, сложноцветных, то с элементами, свойственными, скорее, крупнотравным полусаваннам, например *Ferula ooppda* (Boiss. et Buhse) Boiss., *F. karakalensis* Korov. (incl. *F. plurivittata* Korov.), *F. szowitsiana* DC., *Prangos latiloba* Korov., *Phlomoides labiosa* (Bunge) Adyl., R. Kam., Machmedov, *Perovskia abrotanifolia* Karel., *Salvia spinosa* L., *Teucrium polium* L. и др. Очень велика роль низкогорных петрофитных видов, подобных *Polygo-*

num paronychioides C. A. Mey., *Matthiola farinosa* Bunge, *Biebersteinia multifida* DC., *Hypericum scabrum* L., *H. helianthemoides* (Spach) Boiss., *Seseli cuneifolium* M. Bieb. (incl. *S. jomuticum* Schischk.), *Ferula ovina* (Boiss.) Boiss., *Caccinia macranthera* (Banks et Sol.) Brand, *Scutellaria litvinowii* Bornm., *Hymenocrater bituminosus* Fisch. et Mey., *Stachys turcomanica* Trautv., *Neogaillonia bruguerii* (A. Rich.) Lincz., *Pulicaria gnaphalodes* (Vent.) Boiss., *Scariola orientalis* (Boiss.) Soják и др.

Выше 550—600 м начинается изменение поясной структуры шибляков и полусаванн, связанное с появлением туркменской арчи. Пояса арчовников здесь, конечно, нет (и *Juniperus turcomanica* B. Fedtsch. ранее для Малого Балхана вообще не указывался), но элементы смены пояса не ограничиваются появлением арчи. Очень важно, что здесь имеются и трагакантовые астрагалы (*Astragalus pulvinatus* Bunge), а также небольшая группа видов, более связанная в Западном Копетдаге скорее с поясом арчовников, чем с шибляками (*Thalictrum isopyroides* C. A. Mey., *Bunium kopetdaghense* Geldykh., *Gentiana olivieri* Griseb., *Rubia florida* Boiss., *Jurinea antonovii* C. Winkl.). И это тем более важно, потому что мы знаем, как низко спускаются группировки арчи в западных низкогорьях Кюрендага. А все, что мы сейчас знаем о флоре Малого Балхана, свидетельствует о том, что все поясные структуры растительности развиваются здесь в условиях резко выраженного и относительно недавнего (200—250 лет) опустынивания ландшафтов. Это опустынивание — следствие собственно природных изменений (спад вод Каспия после последней его трансгрессии, когда воды его доходили до Большого Балхана и, возможно, до западных участков Малого Балхана), но также и следствие антропогенного воздействия (перевыпаса и сведения кустарников и арчи на топливо, а затем и пересыхания источников).

Между тем флора Малого Балхана достаточно оригинальна. Прежде всего из Малого Балхана описаны три узколокальных эндемичных вида.

Astragalus basilii R. Kam. et Kovalevsk. известен только с надувных песчаных массивов на останцах южнее собственно Малого Балхана. Он принадлежит к сложной многовидовой секции *Myobroma* (Stev.) Bunge, где многие среднеазиатские виды — узколокальные эндемики, причем не только в горах, но и в пустынных низкогорьях и на равнинах. Ближе всего наш вид к одновременно с ним описанному *A. rubrifolius* V. V. Nikit. ex R. Kam. et Kovalevsk. из Бадхыза, но оба этих вида, видимо, возникли совершенно независимо, причем из предкового типа более широко распространенного предгорно-низкогорного вида *A. nephtonensis* Freyn, который обитает и в Малом Балхане, и в Бадхызе и Карабиле. Оба вида параллельно развились, сохранив более длинные цветоносы предкового типа (у *A. nephtonensis* они короткие), но *A. basilii* обособился как наиболее мелкоцветковый тип в группе и имеющий почти двугнездные, но тонкокожистые бобы, а другие близкие виды, как и *A. rubrifolius*, напротив, имеют более крупные венчики и твердокожистые полудвугнездные бобы.

Euphorbia oidorhiza Pojark. (=*E. balkanica* Tarass.) был описан из восточного участка Малого Балхана с огипсованных песчано-галечниковых конгломератов близ станции Ахча-куйма. Этот вид не имеет близких родственников не только в Копетдаге, но и в Средней Азии, восточном Иране, Афганистане и Пакистане. Отдаленное родство этого вида, возможно, средиземноморско-переднеазиатское.

Jurinea lydiae Iljin входит в сложную группу полукустарничковых (правильнее — каудексовых поликарпиков) видов, обитающих в Копетдаге (*J. antonovii* C. Winkl., *J. ludmilae* Iljin, *J. kultiassovii* Iljin, *J. antoninae* Iljin), но один вид этой группы — *J. tapetodes* Iljin — растет в Западном Гиссаре, в том числе на хр. Куги-

танг, а еще 2 вида — *J. knorringiana* Iljin и *J. monticola* Iljin — эндемики хр. Сырдарьинский Каратау. *J. lydiae* был описан из долины пересыхающего родника Чалсу, где он растет по обнажениям гипсоносных пестроцветных пород. В своей группе родства *J. lydiae*, по-видимому, наиболее близок к восточно-копетдагскому *J. kultiassovii*, известному с пестроцветных обнажений богатого реликтовыми типами района Шамли-Шарлок. В то же время в Малом Балхане есть и еще один вид из этой группы родства — северо-западно- и западно-копетдагский вид *J. antonovii* C. Winkl., вид кальцефильный и, судя по поведению его в Копетдаге, более связанный именно с арчовниками (ранее распространенными и на значительно более низких уровнях). Но этот вид не столь близок к *J. lydiae*, а по ряду признаков, пожалуй, более преобразованный.

Во флоре Малого Балхана вообще немало видов, общих для разных районов Северо-западного Копетдага или в целом — Западного Копетдага, т. е. эндемиков собственно Северо-Западно-копетдагского округа или Северо-западно-копетдагского и Юго-западно-копетдагского округов Копетдаг-Хорасанской провинции. Рассмотрим некоторые наиболее редкие и интересные в научном отношении из этих видов.

Eremurus kopetdagensis M. Pop. et B. Fedtsch. — красивый розоцветковый вид рода, который был описан из Кюрендага (урочище Маргыз), затем найден Дж. Курбановым в ряде других местонахождений в Кюрендаге, а в последнее время обнаружен и на северном макросклоне Малого Балхана, в урочище Чалсу, на пестроцветных глинах. Популяция в этом урочище невелика, причем заметно нарушена в результате выпаса. Близкий вид (тоже розовоцветковый) — *E. korolkovii* Regel, известен из пустынных низкогорий Центрального Кызылкума. Оба этих вида близки также к 2 широко распространенным в песчаных пустынях Турана видам — *E. anisopterus* (Kar. et Kir.) Regel (песчаные пустыни северо-восточного Турана, а также — большей части Кызылкума) и *E. ammophilus* Vved. (пески юго-западного Кызылкума и Каракумов). Эти виды белоцветковые, причем *E. ammophilus* был описан из окрестностей станции Ахча-Куйма, видимо с песчаного массива Четли.

Cleome raddeana Trautv. — был описан с Красноводского плато, в настоящее время известен из ряда местонахождений в хребтах Кюрендага, в Малом Балхане и в нижнем поясе Большого Балхана. Вид очень близкий к широко распространенному *C. coluteoides* Boiss (почти все хребты Копетдага и Хорасана), который выделялся в особый род *Buhsea* Bunge. Однако именно зрелые плоды, которые почти не вздуваются, а также значительно более мелкие цветки *C. raddeana* сближают эти виды с другими цельнолистными видами *Cleome*. А как раз в Малом Балхане и Кюрендаге встречаются переходные (видимо, гибридогенные) формы между *C. raddeana* и *C. coluteoides*. Собственно *C. raddeana* — вид довольно редкий и узколокальный, но в конце XX в. было замечено, что он расселяется по откосам автомобильных дорог.

Cleome turkmena Bobr. — был описан из Юго-Западного Копетдага, с пестроцветных низкогорий, ниже пос. Кара-Кала. Оказался довольно обильным элементом флоры пестроцветов по долине Сумбара, а также во многих урочищах хребтов Кюрендага. На Малом Балхане был обнаружен на пестроцветах урочища Чалсу. Клеоме туркменский вместе с близким видом *C. gordiaginii* M. Pop., эндемиком пестроцветных низкогорий хребта Кугитанг и прилегающих хребтов юго-западного Памиро-алая, совершенно обособлены в роде *Cleome* (но не могут сближаться и с другими родами семейства, с которыми их пытались сопоставить).

Astragalus unilocularis R. Kam. et Pachomova. Вид из довольно богатой секции *Mucidifolia* R. Kam., распространенной преимущественно в горах Средней Азии и

Северного Афганистана и в меньшей степени в Копетдаге и Хорасане. Описан из Юго-Западного Копетдага и из низкогорий хребта Большой Балхан, впоследствии найден в низкогорьях Малого Балхана и Кюрендага. Единственный представитель в Копетдаге группы родства видов, широко представленных в Южном Памиро-алае и Северном Афганистане, отличающихся явно вторичными признаками редукции перегородки бобов.

A. curvipes Trautv. Вид из секции *Mucidifolia*, но из группы видов, развитых только в Копетдаге и Хорасане. Был описан из Западного Копетдага, затем найден в Кюрендаге и в Малом Балхане. Наиболее крупноцветковый вид в группе. Замещающий вид в Центральном и Восточном Копетдаге — *A. supralanatus* Freyn с более мелкими желтыми (затем краснеющими) цветками.

A. velatus Trautv. Вид из секции *Proselius* (Stev.) Bunge, из обширного родства переднеазиатских петрофитных видов. Распространен от Большого Балхана до западной части передового хр. Копетдага. В Малом Балхане и в низкогорных хребтах Кюрендага — довольно редкий, но есть и по долине Сумбара близ впадения Чандыра. Кальцефильный вид. Близкого родства с другими видами секции, растущими в Копетдаге, не имеет.

Ferula karakalensis Korov. (*F. plurivittata* Korov., *F. tersakensis* Korov.). Вид был описан трижды, причем в последнем случае — предположительно из Казахстана, где долго включался в состав флоры, но повторно не собирался. На самом деле, все сборы были из Западного Копетдага, хотя растения были собраны в разной стадии зрелости плодов и при разном развитии листьев. Вид распространен в Юго-Западном Копетдаге, в Кюрендаге и доходит до Малого Балхана. Относительно более близкий вид — на пестроцветах Южного Памиро-алая (*F. primaeva* Korov.). Наилучшим образом развивается в сообществах низкотравных полусаванн, но часто встречается и на пестроцветах.

Cousinia glandulosa Kult. Вид входит в состав секции *Leiocaulos* Bunge, широко распространенной в Средней Азии. Он встречается от Юго-Западного Копетдага до Кюрендага и Малого Балхана, а ближайший к нему вид *C. cryptadena* Juz. известен только из очень небольшого района Центрального Копетдага. Более обособленный вид *C. antonowii* C. Winkl. широко распространен по Центральному и Восточному Копетдагу до Бадхыза. Все эти виды родственны ряду горносредне-азиатских видов рода, заходящих также и в пустынные низкогорья Кызылкума и Алым-тау. Наиболее же распространенный вид секции — *C. astracanica* (Spreng.) Tamamsch. (=*C. affinis* Schrenk) — самый северный вид род *Cousinia*, встречающийся по всей северной границе пустынь Турана от Прикаспийских пустынь до северо-западных районов Синьцзяна (Китайской Джунгарии). Многие виды этой секции — типичные гипсофиты, связанные с выходами пестроцветных отложений.

Подобные преимущественно западно-копетдагские виды есть и в других семействах флоры Малого Балхана, но столь же характерны для флоры этого хребта и некоторые редкие виды с более обширными ареалами, демонстрирующие иные связи этой оригинальной флоры. Рассмотрим ниже примеры подобных видов.

Cheilanthes pteridioides (Reich.) C. Christ. В основном, средиземноморский вид, спорадически встречающийся на обширной территории от Португалии и Северо-Западной Африки до Малого Балхана (где находится на крайнем восточном пределе распространения). За Каспием это единственная территория, где вид растет по ущельям северного макросклона, на скальных обнажениях известняков. Ближай-

шее местонахождение — в Южном Закавказье. На западе Средиземноморья есть еще 2 близких вида этой группы ксерофильных папоротников.

Asparagus turkestanicus M. Pop. Один из самых замечательных видов флоры пустынь Южного Турана, распространенный от низкогорий правобережья Амударьи в Каракалпакии и останцовых сопок в Северном Приаралье до Малого Балхана и Кюрендага. Ареал вида был представлен Б. Шербаевым (1972). В Малом Балхане растет в районе урочищ Айдын и Перевальная, а в Кюрендаге — на северо-западных отрогах близ Кизилджабаира. Вид относится нами к реликтовым дериватам тугайных лесов неогена, развитых по бывшим руслам крупных рек, блуждавших по равнинам Турана.

Anthochlamis turcomanica Iljin. Вид небольшого (из 3 близких рас) рода сем. *Chenopodiaceae*, в основном связанного с ксерофитными низкогорьями. Одна раса — в Атропатенской провинции (от Зуванда до Северо-западного Ирана), другая — в низкогорьях Западного Тяньшаня, а *A. turcomanica* — спорадически по территории от Северо-Западного Копетдага до Восточного Хорасана. В Малом Балхане — вид на северо-западной границе ареала, на пестроцветах в урочище Чалсу.

Sterigmostemon tomentosum (Willd.) M. Bieb. Вид широко распространенный по останцовым сопкам на границах степной и пустынной зон от Прикаспия до западной части Казахского мелкосопочника, а по Мангышлаку и чинкам Устюрта заходящий далеко на юг, вплоть до Малого Балхана, где и находится на крайнем южном пределе ареала. Здесь он очень редкий и связан преимущественно с пестроцветными гипсоносными глинами.

Zygophyllum macrophyllum Regel et Schmalh. Один из самых резко обособленных видов рода, выделявшийся в качестве особого рода (*Miltianthus portulacoides* (Cham.) Bunge). Цветки без лепестков. Замечательная жизненная форма — крупная трава эфемероидного типа развития с мочкой утолщенных запасающих корней. Основная часть ареала — пестроцветные низкогорья от Ферганской долины до низовий реки Зеравшан, а также — пустынные низкогорья Кызылкума. После большого перерыва ареала — на пестроцветных отложениях в урочище Чалсу в Малом Балхане.

Z. jaxarticum M. Pop. Дизъюнктивный ареал вида состоит из трех далеко отстоящих фрагментов — низкогорий западной части Ферганской долины и южного обрамления равнины Мирзачуля («Голодной степи»), низкогорий на юго-востоке пустыни Бетпакдала и группы местонахождений в Малом Балхане и в нижнем поясе Большого Балхана. Вид очень близкий к *Z. turcomanicum* Fisch., ареал которого начинается на мелах низкогорий правобережья Эмбы, охватывает чинки Устюрта и тяготеющих к нему останцов, а на юге достигает Большого и Малого Балханов. В сущности, эти две расы следует считать подвидами одного вида (восточная раса, пожалуй, древнее). Но в родство, несомненно, входит еще *Z. trijugum* C. A. Mey. (включающий слабо обособленную расу — *Z. balchaschense* Boriss.), спорадически представленный в Казахском мелкосопочнике (в основном на низких сопочных массивах), в долине Сарысу и в Бетпакдале. Среда обитания этого вида несколько отличается (он облигатный галофит, а не кальце- и гипсофит).

Euphorbia monostyla Prokh. Вид средиземноморско-переднеазиатской группы, близкой к *E. myrsinites* L., включающей около 15 видов. Описан с подножия хр. Большой Балхан, но широко распространенный в Малом Балхане, Кюрендаге и Центральном Копетдаге. Ближайший к нему вид *E. biglandulosa* Desf. занимает

ареал значительно больший (от Южной Италии до Западного Закавказья). В то же время от Восточного Копетдага до Западного Гиссара и Северного Афганистана обитает вид той же группы, но более отдаленный — *E. spinidens* Bornm. ex Prokh. Средиземноморская природа этих видов заметна с первого взгляда: они вегетируют всю зиму и зацветают ранней весной или даже в конце зимы, листья их жесткие, плотные, слегка суккулентные, живут дольше одного сезона.

Dendrostellera turkmenorum Pobed. и *D. olgae* Pobed. Род *Dendrostellera* Pobed. (*Thymelaeaceae*) включает 8—9 видов, распространенных в пустынных районах от Ирана до Белуджистана, Северного Афганистана и Джунгарии. Оба туркменских вида — кустарники, но принадлежат они к двум рядам развития, связанным с различной экологией. *D. turkmenorum* был описан из района станции Ахча-куйма, видимо с песков Четли. Это типичный псаммофит, известный из нескольких местонахождений на песках от Кумдага до Чильмамедкума (преимущественно близ Узбоя), в Центральных Каракумах и после большого перерыва — на юге Таджикистана близ пос. Айвадж. Близкие к нему виды *D. arenaria* Pobed. (от песков Сундукли и низовий Зеравшана по Кызылкуму и до западной части пустыни Муюнкумов) и *D. ammodendron* (Kar. et Kir.) Botsch. (от низовий Чу и Муюнкумов до Прибалхашья и Джунгарии, а также — на ряде небольших песчаных массивов в горах по левым притокам реки Или). Следовательно, в этом ряду *D. turkmenorum* — относительно более южный элемент, но близкие типы есть в пустынях Ирана. *D. olgae* — вид, тяготеющий к низкогорьям Большого и Малого Балханов, Кюрендага и Западного Копетдага, после большого разрыва ареала есть также в Восточном Хорасане и на хр. Кугитанг. Близкий вид *D. lessertii* (Wikstr.) Pobed. известен из Восточного Ирана, Белуджистана и Южного Афганистана. Два других близких вида — *D. linearifolia* Pobed. и *D. macrorachis* Pobed. — встречаются от предгорий Туркестанского хр. и хребтов Нуратау по низкогорьям Кызылкумов. Возможно, что эта «горная» группа была исходной для песчаных видов.

Seseli cuneifolium M. Bieb. (*S. jomuticum* Schischk.). *S. jomuticum*, растущий на очень ограниченной территории от южных чинков Устюрта до Кюрендага, в Малом Балхане связан преимущественно с гипсоносными отложениями. По мнению А. Гельдиханова, этот вид следует объединить с *S. cuneifolium* — видом, обитающим в небольшом регионе восточных низкогорий и среднегорий Большого Кавказа и на Апшеронском п-ове. Обе части ареала вида разделяются Каспием, но именно в том районе, где находится апшеронский порог, отделяющий друг от друга две глубоководные части Каспия (а этот порог образован структурами Главного Кавказского хр., продолжением которых за Каспием и является Северо-Западный Копетдаг — от Большого и Малого Балханов до высоких гор передового хр. Копетдага). Следует также отметить, что монограф зонтичных М. Г. Пименов (личное сообщение) обращает внимание и на близость *S. jomuticum* к широко распространенному в Северном Туране *S. eriocephalum* (Pall.) Schischk. (и его расе — *S. platyphyllum* (Schrenk) O. et B. Fedtsch.).

Arnebia linearifolia A. DC. (=*A. minima* Wettst.). Этот широко распространенный восточно-средиземноморско- (от Египта)-аравийско-ирано-белуджистанский вид, преимущественно связанный с каменистыми (гамадами, серирами) пустынными низкогорьями, спорадически распространен также в Южном Туране, по останцам в северной половине Каракумов и в юго-западном Кызылкуме, а также известен из Малого Балхана (на пестроцветах урочища Чалсу) и останцов Красноводского плато. Он довольно резко обособлен от других пустынных видов рода.

Suchtelenia calycina (C. A. Mey.) A. DC. Замечательный резко обособленный тип однолетних трав из трибы *Cynoglosseae* A. DC. (*Boraginaceae*). Значительная вариабельность плодов способствовала тому, что в составе рода было описано несколько видов, однако правильнее считать их лишь формами одного вида (и монотипного рода), имеющего гибридогенное происхождение. Вид спорадически встречается на всей территории Северного Турана от Северного Приаралья, Устюрта до Бетпакдалы и Прибалхашья, на останцах Южного Мангышлака, Каракумов и Кызылкума и по низкогорьям всей системы Копетдага от Малого Балхана до Бадхыза, а также в бассейне р. Куры и на прикаспийских туранских территориях Азербайджана. После большого перерыва известен также из одного местонахождения в горах Южного Таджикистана.

Neogaillonia bruguierii (A. Rich.) Lincz. Иранский вид, известный из немногих местонахождений в Кюрендаге и Копетдаге, в Малом Балхане растущий на пестроцветах в урочищах Чалсу и Шорджа. Вместе с *N. szovitsii* (DC.) Lincz. (Нахичевань-Иранский Азербайджан) является самым северным типом этого преимущественно субтропического восточно-сахаро-синдского пустынного рода.

Разобранные нами выше примеры эндемичных и некоторых более интересных видов флоры хр. Малый Балхан свидетельствуют о значительном разнообразии элементов, слагающих флору этого небольшого участка Северо-Западного Копетдага на стыке с пустынями Южного Турана. Можно было бы охарактеризовать еще немало интересных в научном отношении видов, встреченных здесь, но общий характер флоры совершенно ясен.

Это, конечно, локальная флора Копетдаг-Хорасанской флористической провинции Анатолийско-Иранской подобласти Переднеазиатской области Древнесредиземного (Тетисового) подцарства Голарктики (Камелин, 1990). Но флора, с одной стороны, сильно обедненная (что вполне понятно по ограниченным ресурсам косной среды и географическим характеристикам), а с другой стороны, существенно обогащенная южнотуранскими пустынными элементами, что тоже понятно из положения флоры. В частности, можно подчеркнуть один интересный факт. Наиболее богатое по числу видов семейство флоры — маревые (*Chenopodiaceae*) — существенно превосходит по числу видов следующее за ним семейство сложноцветных (*Asteraceae*). В численном выражении это около 10—12 видов (но флора пока все же не может считаться прилично изученной, и изменения, конечно, будут). Это соотношение семейств типично именно для локальных флор Южного Турана, что отнюдь не может поколебать наш вывод о ее Копетдаг-Хорасанском складе.

Но некоторые замечательные особенности территории, на которой расположен Малый Балхан, еще более полно объясняют специфику флоры этого хребта. Малый Балхан расположен примерно в 100 км по прямой от Каспия (при уровне его в 25 м ниже уровня мирового океана). Для замкнутого бассейна Каспия характерны многолетние и вековые колебания уровня вод. Часть берегов Каспия в Туркменском его секторе — очень низкие (несколько см выше уровня вод), но в ряде случаев низменные берега на некотором расстоянии ограничены обрывами Красноводского плато, возвышающимися над ними на сотню (и более) метров. Многолетние колебания уровня вод ведут к резким изменениям границ суши и вод. Л. С. Берг (1949), длительное время занимавшийся анализом исторических данных по изменениям уровня вод Каспия, оценивал для периода с XVII по XX в. максимальное повышение уровня моря примерно в 5 м. Но 4—5-метровый подъем вод Каспия, особенно в Красноводском заливе, вполне достаточен для того, чтобы по староречью Узбоя

между чинками Красноводского плато и п-овом Дарджа морские воды могли подниматься почти до Большого Балхана в районе Джебеля. Мы можем, однако, резонно предполагать, что именно по старореченью Узбоя мог существовать еще и дополнительный напор вид Каспия, подобный тому, как он наблюдался (до плотины) на стоке в Карабогаз-гол при высоких уровнях Каспия. В подобных случаях расстояние Малого Балхана до моря сокращается минимум вдвое. Но из исторических источников мы знаем, что было и еще одно староречье (так называемое «йомутское»), а близ Небитдага мы реально наблюдаем низкую и обширную солончаковую равнину, которая заиливалась подпорными водами и моря и системы Узбоя. Эта равнина достигает и западного участка Малого Балхана. А это очень важно, потому что полоса смягчающего воздействия Каспия в этом районе весьма узкая, не считая воздействия в результате режима туманообразования (заметного особенно в верхнем поясе с арчой на Большом Балхане). В случае же приближения вод Каспия в непосредственную близость к Малому Балхану климат этого хребта, безусловно, должен становиться (даже на период в несколько лет) существенно более мягким. И тогда легко объяснимо существование и на этом хребте верхней полосы арчовников (ныне — предельно редуцированных). Но даже последняя, хвалынская, трансгрессия древнего Каспия (в конце четвертичного периода) была, конечно, значительно обширней, чем его подъемы в историческое время. И только все более затухающими, но бывшими в голоцене более мощными, чем в последние тысячелетия, подъемами уровня Каспия можно объяснить явно бóльшую оводненность Кюрендага, позволявшую еще в период первого тысячелетия новой эры существовать, например, Мешед-Мисрианскому оазису.

Вся история территории, занятой Северо-Западным и Юго-Западным Копетдагом, довольно коротка в геологическом масштабе времени и тесно связана с Каспием (особенно с южно-каспийской глубоководной впадиной). Копетдаг, а в значительной мере и Эльбрус, — хребты альпийской складчатости, начавшие вздыматься в миоцене. Даже без надежных палеоботанических данных по составу современных флор мы можем утверждать, что именно поднятие Эльбруса, Копетдага (а следовательно, и Главного Кавказского хребта) могло сохранять реликтовую гирканскую флору, которая и в миоцене, и в плиоцене была развита не только по южной периферии Каспия, но по крайней мере во всем Западном Копетдаге (где площадь, занятая ею, постепенно сокращалась уже с конца миоцена). Зато в Копетдаге и, видимо по южному макросклону Эльбруса, резко возрастало значение ксерофилизованных лесов — арчовников и прашибляков (с ксерофильными дубами, кленами, фисташками, *Ziziphus jujuba* и т. д.). Параллельно подобный процесс шел в Атропатенской части Закавказья. В киммерии и особенно в акчагыле Каспий был значительно более крупным водоемом, и участки Северо-Западного Копетдага (особенно Балханы и Кюрендаг), видимо, были островами. Островом была и часть Красноводского плато. Но эти острова уже не были покрыты гирканским лесом, и хотя бы отчасти были ксерофилизовано-лесными, а в периоды более низких уровней Каспия (которые, несомненно, были и в плиоцене) могли служить источником для образования травянистых и кустарниковых группировок как фриганоидного, так и полусаваннового рядов развития растительности. С редукцией Акчагыльского моря на территориях как освобождающихся из-под его вод, так и представлявших острова среди этого моря, начались процессы дифференциации ксерофильно-лесных, кустарниковых и травянистых сообществ, приведшие далее к становлению трагакантников и степей (древнесредиземноморского типа, еще с малым числом прабореальных элементов). Несомненно, что при всех резких изменениях природной обстановки, связанных с трансгрессиями и регрессией морских бассей-

нов, еще в миоцене и плиоцене на территориях, близких к Западной Туркмении (а частично и на островах ее среди морей), существовали многие предковые типы южно-туранских пустынь. Это и предковые типы песчаных акаций, аммотамнусов, эремоспартона и смирновии, и полукустарниковых *Zygophyllum*, и *Calligonum*. Это и типы, например, *Euphorbia sclerocyathium* Korov. et M. Pop. Но дифференциация современных типов на этой основе, равно как и сохранение части их только на небольших территориях — следствие уже четвертичных преобразований природной среды. В четвертичное же время были и периоды, когда было возможно проникновение горных элементов через Апшеронский порог, и периоды, когда западно-туркменские горы обогащались среднеазиатскими (древне пустынными) элементами через равнины и низкогорья Турана, по которым блуждали как Сырдарья и Чу, так и особенно Амударья (оставившая ряд староречий и на севере Каракумов, и, как мы знаем, в юго-восточных Каракумах). Поэтому-то флора Северо-Западного Копетдага в целом столь тесно связана с Южным Тураном. А общее развитие событий в голоцене на этой территории, где все слабее становилось влияние Каспия и все сильнее Каракумов, и привело к обеднению низкогорий (в том числе и Малого Балхана).

Редкие виды в составе флоры Малого Балхана поэтому можно разделить на две большие группы. Одна из них, выше охарактеризованная, это эндемики и некоторые более редкие виды, связанные с древними пустынями. Другая же группа — это виды, довольно обычные в Копетдаге (в том числе — Западном), но в условиях аридных низкогорий резко сократившие свой ареал и общую численность и в связи со сменами природной обстановки, и в связи с антропогенными воздействиями. В Малом Балхане это, прежде всего, арча (*Juniperus turcomanica*), но и такие кустарники, как *Amygdalus turcomanica*, *Cerasus microcarpa*, *C. turcomanica*, *C. pseudoprostrata*, *Caragana grandiflora*, *Rhamnus sintenisii*, а также, например, и *Malacocarpus crithmifolius* (Retz.) C. A. Mey. — вид замечательного реликтового рода сем. *Peganaceae* (Мурзова, 1965; Курбанов, 1992), по нашим представлениям, ранее развивавшийся в пойменных (тугайных) лесах Турана и низкогорий Средней Азии, Копетдага и Хорасана, а также — целый ряд видов-спутников арчи или кустарниковых редкокустий (разреженных шибляков). Но это и некоторые более редкие пустынные кустарники Западной Туркмении — *Nitraria komarovii* Iljin et Lava, *Tamarix passerinoides* Del. и др.

Все эти виды, конечно, следовало бы охранять (и в первую очередь, на заповедных территориях, которыми могли бы стать некоторые участки в Малом Балхане, особенно по северному макросклону). Но есть и редкие виды, которые следовало бы охранять и в целом на территории Туркмении. Из видов флоры Малого Балхана это, прежде всего, эндемики этого хребта (охарактеризованные выше), а также эндемики Западного Копетдага, из которых особенно следует выделить виды, популяции которых сильно нарушены и в Малом Балхане, и в Кюрендаге: *Eremurus kopetdagensis*, *Cousinia glondulosa*. Это также виды с более широким ареалом, но в Туркмении редкие и, по нашим данным, с явными угрозами исчезновения в результате антропогенного стресса — как перевыпаса, так и добычи строительных материалов. Таковы особенно *Cheilanthes pteridioides*, *Zygophyllum macrophyllum*, *Z. jaxarticum*, *Seseli cuneifolium*. Значительная часть этих видов (все эндемики) не изучена в условиях интродукции, поэтому первыми шагами к их охране должны стать испытания и изучение их биологических свойств в культуре (в Ашхабаде или в Каракале). Все эти виды следует включить в «Красную книгу Туркменистана».

Охрана значительного числа других редких видов флоры Малого Балхана должна сочетать как сохранение их на участках с особым заповедным режимом в самом

хребте, так и разведение наиболее важных видов семенами, собранными в природных популяциях и в Малом Балхане. Многие из этих видов (как арча и все выше перечисленные кустарники) — это ресурсные растения, и разведение их может значительно увеличить возможности использования их в лекарственных целях для получения эфирных или жирных масел парфюмерного назначения или в пищевой промышленности (как это было доказано, например, для *Malacocarpus crithmifolius* в условиях Узбекистана, а отчасти и Туркменистана).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берг Л. С. 1949. Первые русские карты Каспийского моря в связи с вопросом о колебаниях уровня этого моря // Избранные труды. М., 1960. Т. 3. С. 332—354.

Геология СССР. М., 1984. Т. 22. 323 с.

Камелин Р. В. Ботанико-географические особенности флоры Советского Копетдага // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 10. С. 1451—1463.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры Горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.

Камелин Р. В. Флора Сырдарьинского Каратау. Материалы к флористическому районированию Средней Азии. Л., 1990. 146 с.

Красная книга Туркменистана. Изд. 2-е. Ашхабад, 1999.

Курбанов Д. Конспект флоры западных низкогорий и среднегорий Копетдага. Ашхабад, 1988. 258 с.

Курбанов Д. Анализ флоры Северо-Западного Копетдага. Ашхабад, 1992. 248 с.

Мурзова Р. М. Мягкоплодник рассеченнолистный и возможность введения его в культуру. Ташкент, 1965. 45 с.

Никитин В. В., Гельдиханов А. М. Определитель растений Туркменистана. Л., 1988. 680 с.

Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры Средней Азии. Ташкент, 1968—1993. Тт. 1—10.

Тарасов Р. П. Растительность Малых Балханов // Тр. Ин-та биологии АН ТССР. 1954. Т. 2. С. 5—44.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

Шербаев Б. Ареал *Asparagus turkestanicus* M. Pop. // Бот. 1972. Т. 54. № 7. С. 817—820.

SUMMARY

Rare species of the incompletely investigated flora of the Minor Balkhan Mountain Range (West Turkmenistan) are characterized in detail. The main stages of the flora development are explained in accordance with the Caspian Sea level fluctuations since Miocene up to recent times.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 502.75 : 576.316.7(571.6)

© Н. С. Пробатова, Э. Г. Рудыка, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова, С. В. Прокопенко, В. Ю. Баркалов

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ИЗ ЧИТИНСКОЙ ОБЛАСТИ И ПРИМОРСКОГО КРАЯ

N. S. PROBATOVA, E. G. RUDYKA, A. E. KOZHEVNIKOV, Z. V. KOZHEVNIKOVA, S. V. PROKOPENKO, V. Yu. BARKALOV.

CHROMOSOME NUMBERS OF PLANT SPECIES FROM THE CHITA REGION AND PRIMORIE TERRITORY

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
E-mail: probatova@ibss.dvo.ru
Поступила 20.11.2006

Приведены новые определения чисел хромосом (2n) для 67 видов из 50 родов и 24 семейств флоры Приморского края и Читинской обл., в том числе для ряда редких и слабо изученных видов, некоторых адвентивных видов (сорных или ушедших из культуры). Впервые числа хромосом установлены у 13 видов: *Aconitum saxatile*, *Allium prokhanovii*, *Cardamine lyrata*, *C. manshurica*, *Chrysanthemum sichotense*, *Enemion raddeanum*, *Festuca blepharogyna*, *Gagea pauciflora*, *Inula linariifolia*, *Rhaponticum satzyperovii*, *Saussurea vyschinii*, *Teucrium ussuriense*, *Viola diamantiaca*. Для *Iris tenuifolia*, *I. potaninii* и *Scirpus supinus* установлены неизвестные ранее числа хромосом. Для большинства остальных видов хромосомные числа определены впервые для России или — на российском Дальнем Востоке.

Ключевые слова: числа хромосом, сосудистые растения, Приморский край, Читинская обл., российский Дальний Восток, Восточная Сибирь.

Приводятся новые результаты кариологического изучения флоры Приморского края и Читинской обл. Они являются продолжением многолетнего исследования чисел хромосом флоры российского Дальнего Востока (РДВ) в Лаборатории высших растений Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО РАН. Числа хромосом растений из Читинской обл. были получены в ходе обработки экспедиционного материала А. Е. Кожевникова и З. В. Кожевниковой.

Числа хромосом определила Э. Г. Рудыка, в отдельных случаях числа хромосом определили аспиранты и студенты С. А. Шаталова (отмечены как «С. Ш.»), А. В. Шатохина (А. Ш.) и М. Л. Смелик (М. С.). Комментарии составила и сообщение подготовила Н. С. Пробатова. Впервые исследованные виды и новые числа хромосом отмечены звездочкой «*». Знаком «+» отмечены заносные виды.

Для сокращения количества источников в аннотациях к видам ссылки даны преимущественно на справочные издания и «индексы», содержащие работы разных авторов.

Alliaceae

Allium monanthum Maxim., **2n = 32.** Приморский край (далее — ПК): Надеждинский р-н, северная окраина пос. Ключевое, окрестности садово-огородного кооператива «Эталон», высота около 210 м над ур. м., 14 V 2006, № 10138, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова; п-ов Муравьева-Амурского (г. Владивосток), лес в окрестностях Академгородка, 6 V 2006, № 10113, В. А. Нечаев.

Амуро-японский (?) опушечно-лесной вид. На РДВ он чаще встречается в южной части Приморского края. Эфемероид. Описан из Хасанского р-на Приморского края (р. Сидеми). В литературе приводятся данные для Японии: 2n = 16, 24, 32, соответствующие трем уровням плоидности (2x, 3x, 4x), Приморья РДВ: 2n = 32; Кореи: 2n = 24 (Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1991; Агапова и др., 1990; Chromosome index.., 2001, 2002, 2004). Необходимы дальнейшие исследования этого оригинального во многих отношениях вида.

Allium prokhanovii* (Worosch.) Barkalov, **2n = 16. ПК, Партизанский р-н, окрестности пос. Бровничи, каменистый мелкоземистый склон, под скалами, 11 VI 1999, № 7807, С. В. Прокопенко.

Эндемик (условный) южной части Приморского края, скально-осыпной вид, из родства очень полиморфного (в том числе и в кариологическом отношении) вида *A. splendens* Willd. ex Schult. et Schult. fil.

A. sacculiferum Maxim., **2n = 32** (М. С.). ПК, Хасанский р-н, окрестности с. Рязановка, луг, 9 VIII 1992, № 7036, М. Л. Смелик.

Амуро-корейский влажнолуговой вид. По литературным данным, известен с «Дальнего Востока» (2n = 32, без указания местонахождения), из Кореи 2n = 32 и 42, однако последнее число, возможно, следствие опечатки: 2n = 24? (Агапова и др., 1990; Index.., 1994; Chromosome index.., 2001, 2002, 2004).

Apiaceae

Cryptotaenia japonica Hassk., **2n = 20.** ПК, г. Владивосток, сорное на откосе по пр. Столетия Владивостоку, в районе остановки транспорта «Магнитогорская», близ средней школы № 48, 24 VIII 2005, № 10105, З. В. Кожевникова.

Сахалино-южнокурильско-корейско-японский (циркумяпономорский?) лесной вид. Впервые обнаружен в качестве антропофита в черте г. Владивостока (до этого в Приморском крае были известны лишь старые сборы: п-ов Муравьева-Амурского, долина р. Седанки). Ранее этот вид исследовали на о-ве Кунашир, Южные Курилы: 2n = 20 (Пробатова и др., 1989). В литературе имеются данные для Кореи, из которых видно, что число хромосом у этого вида не константно: 2n = 16, 18, 20, 22 (см. Хромосомные.., 1969; Index.., 1988, 1990, 2003).

Araliaceae

Kalopanax septemlobus (Thunb.) Koidz., **2n = 48.** ПК, заповедник «Уссурийский», ключ Петровский, смешанный лес на склоне сопки, 13 V 2004, № 9201, В. Ю. Баркалов.

Преимущественно китайско-корейско-японский опушечно-лесной вид. Заходит в РФ на юге Приморского края, а также на юге Сахалина и Южных Курилах. Тетраплоидное число хромосом 2n = 48 уже было известно из При-

морья: п-ов Муравьева-Амурского и Горнотаежная станция (Агапова и др., 1990; Гурзенков и др., 2001), а также оно было известно из Кореи (Index.., 1991).

Asteraceae

Artemisia gmelinii Web., **2n = 54.** ПК, Ханкайский р-н, развилка дорог Барабаш-Левада—Рубиновка, склон сопки, VI 1997 г., № 7552, В. Ю. Баркалов.

Южносибирско-южнодальневосточный скальный вид, образует сообщества — гмелинополынники. Характерное растение флоры юга Приморского края, в особенности для послелесных склонов, а также склонов, обращенных к морю. Ранее число хромосом на РДВ определяли в Приморском крае на п-ове Муравьева-Амурского (Владивосток), в бассейне р. Раздольная (Суйфун), в Уссурийском р-не и на островах залива Петра Великого (о-в Попова): 2n = 54 (Агапова и др., 1990; Пробатова и др., 1998). Были также указаны числа хромосом 2n = 18 (Hoshi et al., 2003) и 2n = 36 (Пробатова и др., 2001), чему необходимы новые подтверждения.

Chrysanthemum sichotense* (Tzvel.) Worosch. (=*Dendranthema oreastrum* auct., non Hance), **2n = 36. ПК, Партизанский р-н, хр. Алексеевский (водораздел р. Алексеевки и пади Поворотной), гора Ольховая, высота 1600 м над ур. м., на скалах в подгольцовом поясе, 12 IX 1999, № 8034, С. В. Прокопенко.

Преимущественно корейский высокогорный скально-осыпной вид, относительно редкий на РДВ (заходит в пределы РФ в горах Сихотэ-Алиня). Описан с Южного Сихотэ-Алиня (гора Снежная). Для «*Dendranthema oreastrum*» из Китая указывается 2n = 54 (Index.., 1996), что может, вероятно, служить дополнительным основанием для выделения *C. sichotense*.

+*Coreopsis tinctoria* Nutt., **2n = 24.** ПК, г. Владивосток, между плитами бетонных дорожек у Дома молодежи, ушедшее из культуры, в массе, 25 VI 1999, № 7821, Н. С. Пробатова, В. П. Селедец.

Североамериканский вид, нередко культивируется на юге Приморья и иногда встречается как одичавшее. В литературе приводятся два числа хромосом — 2n = 24 (большинство авторов) и 26 (Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1985, 1988, 1990, 1991).

Inula linariifolia* Turcz., **2n = 16. ПК, Ханкайский р-н, заповедник «Ханкайский», п-ов Пржевальского, на косе, 29 VII 2002, № 8855, В. Ю. Баркалов.

Преимущественно амуро-корейский луговой вид. Число хромосом по-видимому здесь указывается впервые. Существует указание 2n = 24 для «*Inula britannica* subsp. *lineariifolia* (Turcz.) Kitam.» (Index.., 2003), но, судя по триплоидному числу хромосом, это относится, скорее всего, к гибриду *I. linariifolia* × *I. britannica* L. О нахождении таких гибридов в Приморском крае сообщал В. Ю. Баркалов (1992).

+*Onopordum acanthium* L., **2n = 34.** ПК, Тернейский р-н, р. Амгу, сорное, 2005 г., № 10102, Р. В. Дудкин.

Евросибирско-средиземноморский вид. Редкий заносный вид на РДВ (в Приморском крае). Многочисленные авторы приводят число хромосом 2n = 34, в том числе из Китая (Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1988, 1991, 1998, 2003; Агапова и др., 1990). На РДВ число хромосом у *O. acanthium* определено впервые.

+*Phalacroloma septentrionale* (Fern. et Wieg.) Tzvel., **2n = 18.** ПК, Надеждинский р-н, в 3.5 км от пос. Таежное (дальние окрестности ж.-д. ст. Кипарисово), сор-

ное на обочине дороги между дачными кооперативами «Кипарис» и «Байкал», 26 X 1995, № 7216, Н. С. Пробатова.

Североамериканский вид, активно расселяющийся в южной части РДВ. В литературе имеется единственное указание для «*Stenactis annua* subsp. *septentrionalis*» 2n = 27 (Index.., 1985), однако вероятно, что под разными названиями существуют и другие указания.

+*P. strigosum* (Muehl. ex Willd.) Tzvel. **2n = 18, 27.** ПК, Партизанский р-н, в районе с. Душкино, близ дороги на Ливадию, пологий склон к озеру, 22 VIII 1997 г., № 7635, Н. С. Пробатова, С. А. Шаталова. **2n = 27.** ПК, Надежинский р-н, 3 км к юго-западу от с. Ясное, урочище Соловей-Ключ, сорное, 29 X 1995, № 7207, В. Ю. Баркалов.

Североамериканский вид. Натурализовался на юге Приморского края, а также на п-ове Корея и в Китае; известен также по Амуру и на Сахалине (но пока — из немногих местонахождений). Факультативно-апомиктический вид, для которого известны несколько чисел хромосом: 2n = 16, 18, 27, 36, которые приводятся большей частью под названием «*Erigeron strigosus*», причем триплоидное число 2n = 27 встречается нередко (последнее характерно и для другого вида этого рода — *P. annuum* (L.) Dumort.). На РДВ, где число хромосом у вида определяли дважды (на юге Приморья), для *P. strigosum* до сих пор было известно только 2n = 36 (см. Хромосомные.., 1969; Index.., 1968, 1981, 1984, 1988, 1990, 1991; Агапова и др., 1990).

Rhaponticum satzyperovii* Soskov, **2n = 26. ПК, Партизанский р-н, морское побережье к северо-востоку от мыса Поворотный, между мысами Гранитный и Лисученко, сухие остепненные сообщества на склоне у моря, 20 X 1999, № 8016, С. В. Прокопенко.

Преимущественно корейский (?) прибрежноморской (скальный) вид, кальцефит. По-видимому, является замещающим по отношению к очень близкому, восточносибирско-амурскому опушечно-луговому и отмельному виду *R. uniflorum* (L.) DC., который был исследован А. В. Шатохиной на Верхнем Амуре: 2n = 26 (Пробатова и др., 2006), однако в этом роде известны и виды с 2n = 24 (Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1990; Index.., 1990, 1998, 2000).

Saussurea vyschinii* Barkalov, **2n = 26. ПК, Тернейский р-н, бассейн р. Кема, водораздел рек Бурный и Северянка (хр. Медвежьи гольцы), «высота 1632 м», горная лишайниково-кустарничковая тундра на плоской вершине, 26 VIII 2003, № 9076, С. В. Прокопенко.

Эндемик Сихотэ-Алиня, горнотундровый вид. Описан с верховьев р. Такемы. Исследован в кариологическом отношении впервые, причем — в его «классическом местонахождении». Близок к другому (также эндемичному для Сихотэ-Алиня) виду — *S. sovietica* Kom., для которого уже было известно это диплоидное число хромосом 2n = 26 (Агапова и др., 1990). Следует подчеркнуть заметную концентрацию диплоидных (с 2n = 26) видов рода *Saussurea* DC. на РДВ, что объясняется близостью нашего региона к древнему — восточноазиатскому центру разнообразия этого голарктического рода (Баркалов, 1992).

Betulaceae

Betula schmidtii Regel, **2n = 28.** ПК, Хасанский р-н, п-ов Гамова, бухта Теляковского, 1998 г., № 7743, С. В. Нестерова.

Преимущественно китайско-корейский вид хвойно-широколиственных лесов (с преобладанием *Abies holophylla*), дубняков и сосняков на каменистых склонах.

Редкий вид: известен в РФ на крайнем юге Приморского края. Ранее существовало два определения хромосом: 2n = 28 (Хромосомные.., 1969) и 2n = 56 (Стародубцев, 1997: п-ов Гамова, 1989 г.).

Boraginaceae

+*Borago officinalis* L., **2n = 16.** ПК, Надеждинский р-н, окрестности ж.-д. ст. Кипарисово, в 3.5 км от пос. Таежное, одичавшее на садово-огородном участке кооператива «Кипарис», 1998 г., № 7760, Н. С. Пробатова.

Средиземноморский по происхождению вид; нередко культивируется на юге РДВ и дичает. В РФ (и на РДВ) число хромосом определено впервые. В литературе для *B. officinalis* указано только число хромосом 2n = 16 (Хромосомные.., 1969; Index.., 1991, 1994, 1996).

+*Cynoglossum officinale* L., **2n = 24.** ПК, п-ов Муравьева-Амурского, г. Владивосток, сорное в районе ул. Кирова, XI 2005 г., № 10085, В. Ю. Баркалов.

Евросибирский (?) вид, заносный на РДВ, где он встречается главным образом, как редкое рудеральное растение. Для *C. officinale* многочисленные авторы (также из Сибири) приводили число хромосом 2n = 24 (Index.., 1984, 1985, 1988, 1990, 1991, 1998, 2000, 2003; Агапова и др., 1990), которое считается тетраплоидным (Májovský et al., 1987), лишь в более ранней литературе было указано, кроме него, 2n = 48 (см. Хромосомные.., 1969). На РДВ это первое определение числа хромосом у *C. officinale.*

+*Echium vulgare* L., **2n = 16.** ПК, г. Владивосток, в районе ул. Кирова, вдоль дороги, на откосе, 6 VII 2006, № 10306, В. А. Нечаев.

По-видимому, евросибирско-средиземноморский вид, заносный (возможно, и дичающий из культуры) во многих регионах и странах. На РДВ он зарегистрирован главным образом на юге Приморья, а также — близ г. Хабаровска и на Сахалине. Многочисленные литературные источники приводят для *E. vulgare* преимущественно число хромосом 2n = 32, лишь редко — 2n = 16 и 64 (Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1985, 1988, 1996, 1998, 2000, 2003; Májovsky et al., 1987; Агапова и др., 1990). Число хромосом на РДВ определено впервые.

Brassicaceae

Cardamine lyrata* Bunge, **2n = 16. ПК, Михайловский р-н, окрестности с. Павловка, в ивняке на берегу р. Абрамовки, сырые илистые места, 5 VI 2005, № 9769, В. Ю. Баркалов.

Преимущественно амурский (амуро-корейский?) отмельный вид, на РДВ он встречается в бассейне Амура (включая бассейн оз. Ханка).

Cardamine manshurica* (Kom.) Nakai, **2n = 16 (С. Ш.). ПК, Хасанский р-н, окрестности с. Кравцовка, близ водопадов, X 1998 г., № 7721, В. В. Якубов.

Преимущественно китайско-корейский скально-отмельный вид. На РДВ относительно редок, встречается спорадично и только в Приморском крае.

+*Hesperis matronalis* L., **2n = 14.** ПК, п-ов Муравьева-Амурского (Владивосток), крутой склон между ж.-д. ст. Вторая Речка и ж.-д. платформой Чайка, одичавшее, в массе, 27 VI 2006, № 10287, В. А. Нечаев.

Средиземноморский вид, охотно культивируемый в Приморском крае, где он часто дичает. В мировой литературе для *H. matronalis* имеются многочис-

ленные указания чисел хромосом: 2n = 14, 16, 24, 26, 28, 32; из них наиболее обычное 2n = 24 (многие авторы), изредка встречается 2n = 14, и еще реже — 2n = 28 (Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1988, 1991; Májovsky et al., 1987; Агапова и др., 1990). Такое разнообразие чисел хромосом у вида, возможно, является результатом культуры. Число хромосом у *H. matronalis* на РДВ определено впервые.

Campanulaceae

Codonopsis lanceolata (Siebold et Zucc.) Benth. et Hook. fil., **2n = 16.** ПК, п-ов Муравьева-Амурского (Владивосток), в районе ж.-д. ст. Седанка, опушка леса, 20 VIII 2003, № 9138, В. Н. Капустина.

Амуро-японский опушечно-лесной вид. Наиболее распространен в Приморье, а по Амуру редок. Ранее он был исследован по материалу из Приморского края (п-ов Муравьева-Амурского, Уссурийский залив): 2n = 16, также известны определения хромосом у *C. lanceolata* из Китая, Кореи и Японии (2n = 16: Агапова и др., 1990; Index.., 1991, 1994; Chromosome index.., 2002).

C. pilosula (Franch.) Nannf., **2n = 16.** ПК, Хасанский р-н: окрестности с. Овчинниково, опушка ивняка по берегу речки Барабашевки, вдоль заброшенного поля, V 2002 г., № 10187, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова; там же, 1997 г., № 7610, А. Сметанин.

Амуро-корейский опушечно-лесной вид; едва заходит в пределы РФ на крайнем юге Приморского края и в Южном Приамурье. Встречается почти исключительно на юге Приморья, а в бассейне Амура очень редок. Число хромосом 2n = 16 было известно у *C. pilosula* по нескольким определениям, главным образом из Китая, а также из Кореи (Index.., 1968, 1988, 1991, 1998, 2000); однако из Кореи приводится также 2n = 18, 34 (Chromosome index.., 2002). В РФ *C. pilosula* исследован впервые.

C. ussuriensis (Rupr. et Maxim.) Hemsl., **2n = 16** (С. Ш.). ПК, Хасанский р-н, окрестности с. Овчинниково, 1997 г., № 7613, А. Сметанин.

Амуро-корейский опушечно-луговой вид, сходный в распространении на РДВ с *C. lanceolata*. Также наиболее часто встречается в южной половине Приморского края, на Амуре же относительно редок. Известно число хромосом (2n = 16) из Кореи (Index.., 1991; Chromosome index.., 2002). В РФ этот вид исследован впервые.

Convallariaceae

Polygonatum humile Fisch. ex Maxim., **2n = 20.** ПК, Ольгинский р-н, устье р. Милоградовки, песчаная коса, 14 VI 2006, № 10245, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Южносибирско-дальневосточный опушечно-луговой вид, выходящий на РДВ и на морские побережья, где встречается на песчаных дюнах. Он был исследован в Приморском крае у Владивостока и на о-ве Попова в заливе Петра Великого, а также на Сахалине. Большинство авторов приводит число хромосом 2n = 20 (в том числе из Сибири, а также из Китая, Японии, Кореи), лишь изредка — 2n = 22, 30, 31 (Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1990; Index.., 1981, 1984, 1990, 1991, 1994, 1996, 1998, 2003; Chromosome index.., 2001).

Convolvulaceae

Calystegia dahurica (Herb.) Choisy, **2n = 22.** ПК, западный берег оз. Ханка, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», залив Казачий, разнотравный луг, 2 VII 2005, № 9809, В. Ю. Баркалов.

Сибирско-дальневосточный отмельно-луговой вид, псаммофит. На РДВ он наиболее обычен в Приханковье и в бассейне р. Раздольная (Суйфун) в Приморском крае. Полиморфный вид. Число хромосом у него уже было нами определено на р. Раздольной (2n = 22, Агапова и др., 1990), а вне РДВ его приводили из Кореи (Index.., 1991).

Cucurbitaceae

Thladiantha dubia Bunge, **2n = 18.** ПК, Партизанский р-н, побережье залива Восток, скалы морского берега, 2 X 2005, № 10091, В. А. Нечаев.

Амуро-корейский (?) опушечно-луговой вид, выходящий к морскому побережью. Иногда культивируется и дичает, расселяясь по сорным местам, натурализовался в ряде регионов и стран. Был нами ранее исследован из г. Хабаровска, и еще ряд авторов приводили это число хромосом 2n = 18, однако было указано и 2n = 22 (Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1990; Index.., 1991, 1994, 1998).

Cyperaceae

+*Scirpus supinus* L., ***2n = 20.** ПК, Хорольский р-н, рисовая оросительная система производственного кооператива «Луговое», 24 IX 2003, № 9115, А. Костюк.

Преимущественно средиземноморский отмельный вид. На РДВ — очень редкое заносное растение. В РФ исследован впервые. В литературе нами было найдено число хромосом 2n = 28 из Индии (Хромосомные.., 1969; Index.., 1991, 1994).

Fabaceae

Gueldenstaedtia verna (Georgi) Boriss., **2n = 16.** ПК, Октябрьский р-н, 1.5—2 км к северу от пос. Ново-Георгиевка, правый берег р. Раздольной, дубняк на склоне, 24 V 2005, № 9804, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Сибирско-дальневосточный лугово-степной и скальный вид; относительно редок на РДВ, где его чаще можно встретить на юго-западе Приморского края. Малоизученный вид: число хромосом у него было определено всего однажды (и также — на р. Раздольной, с Барановского вулкана: 2n = 16 — Гурзенков, 1995). Единственный представитель этого, преимущественно центральноазиатского, рода на РДВ.

Vicia unijuga A. Br., **2n = 24.** ПК, Октябрьский р-н, 4 км к юго-востоку от с. Улитовка, южный склон, 31 V 2006, № 10222, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Сибирско-дальневосточный опушечно-луговой вид. Распространен в южной части РДВ. Очень полиморфный вид, что также находит свое выражение в выявлении у него трех цитотипов — кариологических рас: с 2n = 12 (большинство указаний), 2n = 24 и редко — 2n = 36 (Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1990; Index.., 1990, 1991, 1994, 1996, 1998). Более редкая — тетраплоидная раса (2n = 24) уже была известна в Приморском крае: близ г. Владивостока и с островов залива Петра Великого, а также в Амурской обл. (Пробатова, Шатохина, Рудыка, 2005), а за пре-

делами РДВ она приводится из Китая, Кореи и Японии (Index.., 1990, 1991, 1998), гексаплоидная же (с 2n = 36) известна из Японии (Хромосомные.., 1969). Требуется дальнейшее изучение распределения диплоидной и полиплоидных рас в ареале вида.

Hydrangeaceae

Deutzia amurensis (Regel) Airy Shaw., **2n = 26.** ПК, Уссурийский р-н, Борисовское (Шуфанское) плато, р. Малая Борисовка близ впадения ее в р. Борисовку, лиственный лес на склоне сопки, 10 VII 2005, № 9839, В. Ю. Баркалов.

Амуро-корейский опушечно-лесной вид, один из двух представителей (и наиболее обычный) этого рода на РДВ. По-видимому, он был исследован в кариологическом отношении всего однажды — на Среднем Амуре, 2n = 26 (Агапова и др., 1990 — как «*Deutzia parviflora* var. *amurensis* Regel»). Диплоид (при x = 13), как и многие другие виды этого рода.

Iridaceae

Iris humilis Georgi, **2n = 24.** ПК: Пограничный р-н, близ устья р. Мраморной (приток р. Комиссаровки), дубняк на склоне, 10 VI 1997, № 7405, В. Ю. Баркалов; Ханкайский р-н: заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», залив Казачий, остепненный разнотравный луг, 19 V 2004, № 9218, В. Ю. Баркалов; окрестности пос. Турий Рог, 19 VI 2002, № 8838, В. Ю. Баркалов.

Преимущественно южносибирско-амурский лугово-степной вид, заходящий на юг РДВ (Приамурье и юго-западное Приморье). Относительно слабо исследованный вид, причем для него сообщаются очень противоречивые данные (иногда — под синонимичным названием «*Iris mandshurica* Maxim.»): 2n = 22, 24, 27, 28, 72 (см. Хромосомные.., 1969; Index.., 1998, 2000). Скорее всего, часть этих указаний относится к другим видам. Нами число хромосом было определено в бассейне р. Раздольная (Суйфун), сопка Сенькина Шапка: 2n = 24 (Агапова и др., 1990), однако позднее (и там же!) В. Н. Стародубцев и Л. Н. Миронова (1990) определили у вида 2n = 28, а из Сибири сообщали 2n = 22, 27. Необходимы дальнейшие исследования.

I. ivănovae V. Doronkin (*I. tigridia* auct.), **2n = 20.** Читинская обл., Ононский р-н, заповедник «Даурский», Торейский участок, северный берег оз. Зун-Торей, степь по верхней кромке высокого берега озера, 20 VI 2004, № 9339, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Восточносибирско-центральноазиатский горностепной вид. Был описан в 1987 г. из Читинской обл. Согласно автору вида В. М. Доронькину (1987), он замещает *I. tigridia* Bunge в Забайкалье, на большей части Монголии и в Китае. У *I. ivanovae* были известны числа хромосом 2n = 20 и 40 (как «*I. tigridia*», из Читинской обл. и Бурятии), в то время как для *I. tigridia* (с Алтая) известны числа 2n = 24, 32, 38 (Хромосомные.., 1969; Агапова и др., 1990).

I. potaninii Maxim., ***2n = 24.** Читинская обл., Борзинский р-н, заповедник «Даурский», охранная зона, в 1 км к югу от горы Цаган-Обо (985 м над ур. м.), пологий склон, разнотравная (луговая) степь, 17 VI 2004, № 10110, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Южносибирско-центральноазиатский скально-степной вид. Для него существовал ряд определений хромосом, в основном с Алтая, а также из Бурятии, и все они

показали число хромосом 2n = 22 (Агапова и др., 1990). Полученное нами число хромосом 2n = 24 — новое для вида. Необходимы подтверждения существования двух рас в ареале *I. potaninii*.

I. setosa Pall. ex Link, **2n = 38.** ПК, Ольгинский р-н, окрестности пос. Милоградово, галечник по берегу р. Вербная, 13 VI 2006, № 10252, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Восточносибирско-североамериканский болотно-луговой вид. Характеризуется очень значительным полиморфизмом (морфологически и экологически неоднороден). На РДВ он был исследован на Сахалине, Северных Курилах, на Камчатке, Чукотке, в низовьях Амура, в Приморском крае — на островах залива Петра Великого, а вне РДВ — в Якутии, также в Японии: практически все авторы приводят для *I. setosa* 2n = 38 (Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1991, 1996; Агапова и др., 1990 и наши новые данные). Все остальные указания (2n = 32—36, 34—36 и 36), по-видимому, не точны.

I. tenuifolia Pall., ***2n = 16.** Читинская обл., Ононский р-н, в 5 км к северо-западу от пос. Нижний Цасучей, урочище Мал. Батор, высота 650 м над ур. м., пологий восточный склон, разнотравная степь, 16 VI 2004, № 9504, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Преимущественно центральноазиатский пустынно-степной вид, также описанный из Читинской обл.(как и *I. ivanovae*). Для *I. tenuifolia* были известны два указания числа хромосом: 2n = 20 из Казахстана и 2n = 28 из Читинской обл. (Агапова и др., 1990). Здесь надо заметить, что у В. М. Дороњкина (1987) этот вид для Казахстана не указан. Вероятно, имеет место полиморфизм по числу хромосом. Необходимы дальнейшие исследования.

I. uniflora Pall. ex Link, **2n = 32.** ПК: Октябрьский р-н, окрестности пос. Ново-Георгиевка, редкостойный дубняк по высокому левому берегу р. Раздольная (Суйфун), 31 V 2006, № 10212, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова; близ развилки дорог Корфовка—Покровка, по направлению от пос. Ново-Никольска, дубняк, 6 VI 2006, № 10257, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова; 5—6 км к северо-востоку от с. Николо-Львовское, истоки р. Пересыхающая, опушка низкорослого дубняка, 31 V 2006, № 10218, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова; в 4 км к юго-востоку от с. Улитовка, южный склон, 31 V 2006, № 10220, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова; Ольгинский р-н, песчаная коса в устье р. Милоградовки, 14 VI 2006, № 10243, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова; Партизанский р-н, окрестности с. Екатериновка, Екатерининский известняковый массив, верхняя часть южного склона, между камнями, 2 IX 2006, № 10355, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова; окрестности г. Находка, гора Сестра, дубняк по юго-восточному склону, 1 VI 2006, № 10216, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Восточносибирско-дальневосточный (преимущественно амуро-корейский) опушечно-луговой вид, очень полиморфный. Ранее на РДВ он был исследован в Приморском крае: в бассейне р. Рудной — 2n = 16 и на о-ве Попова в заливе Петра Великого — 2n = 48 (Агапова и др., 1990), а также в Амурской обл. (Благовещенский р-н) — 2n = 32 (Пробатова, Рудыка, Павлова и др., 2006). Однако в последнее время А. В. Шатохина (2006) дважды установила у *I. uniflora* в Амурской обл. 2n = 48. Указание для этого вида 2n = 42 из Амурской обл., Сковородино (Агапова и др., 1990), а также из Сибири (Index.., 1988), возможно, следует принимать как гексаплоидное число 2n = 48. Нами выявлена впервые для Приморья тетраплоидная раса вида (с 2n = 32): как оказалось, она распространена наиболее ши-

роко. Числа хромосом подтверждают очень значительный полиморфизм у *I. uniflora*.

I. ventricosa Pall., **2n = 28.** ПК, Октябрьский р-н, в 1.5—2 км к северу от с. Ново-Георгиевка, нижняя часть северо-западного склона, высота 230 м над ур. м., закустаренный сухой луг, 24 IV 2005, № 9167, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Преимущественно восточносибирско-центральноазиатский лугово-степной вид, заходит в Северо-Восточный Китай. На РДВ он встречается очень редко и лишь в южной части Приморского края (по р. Раздольной и в бассейне оз. Ханка). Ранее число хромосом было определено у вида всего однажды (Приморский край, близ с. Корфовка: 2n = 28 — Пробатова, Рудыка, Павлова и др., 2006).

I. vorobievii N. S. Pavlova, **2n = 14.** ПК, Хасанский р-н, в 3 км к северо-востоку от пос. Посьет, парковый лес из *Quercus dentata*, 26 V 2005, № 9768, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова, Р. И. Коркишко.

Преимущественно корейский (?) опушечно-луговой вид. Желтоцветковый вид ириса, один из редких и малоизученных видов флоры РФ: известен только на крайнем юге Приморского края (откуда он был описан), а за пределами РДВ — на севере Корейского п-ова (возможно, также в Северо-Восточном Китае). История кариологического изучения *I. vorobievii* нами недавно рассматривалась (Пробатова, Рудыка, Павлова и др., 2006). Считаем необходимым проведение специального изучения *I. vorobievii*, как вида с наименьшим для рода и очень редким числом хромосом 2n = 14.

Lamiaceae

+*Dracocephalum moldavica* L., **2n = 10.** ПК, п-ов Муравьева-Амурского, Садгород, мыс Клыкова, близ дачного массива, на скалах, IX 2005, № 10046, Е. Б. Волынец.

Евросибирско-центральноазиатский (?) вид, заносный или дичающий из культуры на РДВ (юг Приморья), где он иногда культивируется населением (как и в Северо-Восточном Китае). В кариологическом отношении — сравнительно малоисследованный вид: для него сообщали только 2n = 10, в том числе из Китая (Хромосомные.., 1969; Index.., 1988, 1998, 2003; Агапова и др., 1990). На РДВ этот очень редкий адвентивный вид исследован впервые.

Scutellaria strigillosa Hemsl., **2n = 16.** ПК: Партизанский р-н, окрестности пос. Анна, бухта Анна, супралитораль, 22 VIII 1997, № 7336, Н. С. Пробатова, С. А. Шаталова; п-ов Муравьева-Амурского, Уссурийский залив, бухта Емар, подножие склона морской террасы, 27 VIII 2000, № 8316, Н. С. Пробатова, В. П. Селедец; Хасанский р-н, в 4 км от пристани Славянка, у пос. Рыбак, берег моря, 12 XI 1996, № 7304, Т. А. Безделева.

Циркумяпономорский прибрежноморской (супралиторальный) вид, псаммофит. Ранее диплоидное число хромосом 2n = 16 было установлено на о-ве Русский в заливе Петра Великого (Пробатова, Рудыка, Соколовская, 1998; Шаталова, 2000), но на супралиторали близ устья р. Рудной (Дальнегорский р-н Приморского края) и на ж.-д. насыпи близ Тереховки (Уссурийский р-н) была выявлена тетраплоидная раса с 2n = 32 (Агапова и др., 1990; Пробатова, Соколовская, 1990). Кроме наших данных для *S. strigillosa* известно число хромосом 2n = 32 из Японии, о-в Хоккайдо (Nishikawa, 1985 — цит. по: Index.., 1991). Итак, мы установили, что в ареале вида (и на РДВ) достоверно встречаются две расы этого вида — диплоидная (с 2n = 16)

и тетраплоидная (2n = 32). Возможно, что выживание вида в антропогенно измененных местообитаниях связано с тетраплоидной расой: последняя, скорее всего, более устойчива к нарушениям природной среды и даже может заноситься (с песком?) в глубь материка (местонахождение близ Тереховки). Не случайно, 32-хромосомная раса была выявлена и в Дальнегорском р-не, известном техногенным загрязнением. На РДВ у видов этого рода пока выявляется только основное число хромосом x = 8, очевидно, одно из анцестральных для крупного полибазического рода *Scutellaria* L., так как РДВ находится вблизи древнего, восточноазиатского, центра таксономического разнообразия шлемников.

Teucrium ussuriense* Kom., **2n = 26 (С. Ш.). ПК, Партизанский р-н, окрестности ж.-д. ст. Водопадное, 26 VIII 1998, № 7706, С. В. Прокопенко.

Преимущественно китайский опушечно-луговой вид. Едва заходит в пределы РФ (из Китая) на юге Приморского края. Все четыре вида этого рода во флоре РДВ встречаются очень редко, и к тому же они отличаются поздним цветением (в сентябре—октябре), так что, вероятно, могут просматриваться коллекторами. Из опыта культивирования *T. ussuriense* на коллекционном участке (в Надеждинском р-не) мы сделали вывод, что вид размножается преимущественно вегетативно, с помощью длинных корневищ, цветет же он не ежегодно (вероятно, в зависимости от погодных условий года), иногда цветки бывают недоразвитыми. Число хромосом у *T. usssuriense* исследовано впервые, и это первый исследованный в кариологическом отношении вид дубровника флоры РДВ. Все наши виды — многолетние лесные травы, «выходцы» из восточноазиатского (китайско-японского) центра разнообразия рода *Teucrium* L. и все они находятся на РДВ у северной границы своих ареалов (как и ареал рода в целом). Все виды — очень редкие растения флоры РФ, заслуживающие охраны. Диплоидное число хромосом 2n = 26 (x = 13) нередко в этом роде, однако для рода *Teucrium* (преимущественно средиземноморского) характерны разнообразные основные числа хромосом (полибазическое состояние).

Liliaceae

Gagea pauciflora* Turcz. ex Ledeb., **2n = 24. ПК, Октябрьский р-н, в 3 км к востоку от пос. Чернятино, каменистый склон берега р. Раздольной, низкотравный луг у подножия склона, 24 IV 2005, № 9762, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Центральноазиатско-сибирско-дальневосточный вид, относительно редкий на РДВ (куда он заходит из Китая, преимущественно в бассейне Амура). Это второй исследованный в кариологическом отношении вид рода *Gagea* Salisb. на РДВ (из 5 видов), после *G. nakaiana* Kitag. (2n = 48: Рудыка, 1995). Число хромосом у *G. pauciflora* определено впервые.

Lilium pumilum Delile (*L. tenuifolium* Fisch. ex Schrank), **2n = 24.** ПК, Партизанский р-н, окрестности с. Екатериновка, известняковые скалы, 21 VI 1999, № 8024, С. В. Прокопенко.

Преимущественно амуро-корейский опушечно-луговой и скальный вид, распространенный в южной материковой части РДВ. Был прежде исследован на юге Приморского края (близ пос. Шкотово), также имеются данные из Байкальской Сибири и из Северо-Восточного Китая: 2n = 24, редко 2n = 24 + 1 – 2B (Хромосомные.., 1969; Index.., 1985, 2000, 2003; Агапова и др., 1990).

Nymphaeaceae

Nuphar pumila (Timm) DC., **2n = 34** (С. Ш.). ПК, Михайловский р-н, окрестности с. Абрамовка, старица р. Абрамовки, у моста, 25 VII 1999, № 7839, С. А. Шаталова.

Евразиатский водный вид. По Н. Н. Цвелёву (1987), дальневосточные популяции отличаются от европейских более крупными семенами и формой верхушки листовых пластинок. В немногочисленной литературе для этого вида также указывается 2n = 34, в том числе из Китая (Хромосомные.., 1969; Index.., 1998, 2000). В РФ вид исследован впервые. Число хромосом 2n = 34 в этом роде константно.

Paeoniaceae

Paeonia oreogeton S. Moore, **2n = 10.** ПК, Шкотовский р-н, в 3 км к северо-востоку от ж.-д. ст. Партизан, дубово-кленовый лес (*Quercus mongolica* + *Acer pseudosieboldiana*) по западному склону, 23 V 2006, № 10175, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Циркумяпономорский (?) лесной вид; на РДВ он распространен преимущественно в Приморском крае, но встречается также в устье Амура, на Южном Сахалине и южных Курильских островах. Относительно малоисследованный вид: мы встретили всего два указания числа хромосом (2n = 10: Index.., 1990; Агапова и др., 1993), однако возможно, что они существуют и под другими видовыми названиями (в том числе как «*P. obovata*»).

Poaceae

Dimeria neglecta Tzvel., **2n = 14** (С. Ш.). ПК, Партизанский р-н, окрестности пос. Ливадия, в 4 км по дороге на бухту Анна, травяное болото со сфагнумом по берегу зарастающего оз. Камышовое, массово, 8 IX 1999, № 7837, С. В. Прокопенко.

Условный эндемик Япономорского побережья (в пределах Приморского края), лугово-болотный вид, гидрофильный однолетник-эфемер. Очень редкий для флоры РФ род и вид, известный из немногих местонахождений, и только в Приморском крае. Занесен в Красные книги всех уровней. Ранее он был нами исследован дважды: на островах Путятина и Русский в заливе Петра Великого: 2n = 14 (Агапова и др., 1993; Рудыка, 1995), но с материкового побережья число хромосом ныне получено впервые. Это очень необычное для сорговых злаков число хромосом (2n = 14), по-видимому, константно; оно же известно и у близкого японского вида *D. ornithopoda* Trin., хотя для последнего в литературе было указано не только n = 7, но и n = 16 (Index.., 1981, 1985).

Festuca blepharogyna* (Ohwi) Ohwi (*F. sichotensis* Krivot.), **2n = 28. ПК, Чугуевский р-н, Южный Сихотэ-Алинь, бассейн р. Уссури, верховье р. Извилинки, в 18 км к северо-востоку от горы Облачная, гора Снежная (высота 1620 м над ур. м.), северо-восточный отрог, каменистая осыпь, № 8948 (2391), 19 VIII 2002, Е. П. Кудрявцева, С. В. Прокопенко.

Преимущественно корейский высокогорный петрофильный вид, едва заходящий в РФ в горах Сихотэ-Алиня. Очень редкий вид, занесен в Красные книги всех уровней. Описан с п-ова Корея. Длительное время он был известен из единственного местонахождения — с горы Облачной, где он был собран в 1946 г. П. П. Жудовой и более никем не собирался (ее образец является типом *Festuca sichotensis* Kri-

vot.). *F. blepharogyna* принадлежит к обособленному подроду *Leucopoa*, виды которого представлены преимущественно в горных системах Азии. Тетраплоидное число хромосом 2n = 28 — наиболее обычное для группы *Leucopoa*.

Koeleria tokiensis Domin, **2n = 14.** ПК, Ольгинский р-н, устье р. Милоградовка, песчаная коса, 14 VI 2006, № 10254, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Циркумяпономорский (?) прибрежноморской (скально-отмельный) вид; распространен вдоль побережий Приморского края и п-ова Корея, а также нам известны образцы вида из Японии (VLA), откуда *K. tokiensis* был описан. Число хромосом у вида уже было исследовано неоднократно: в Сихотэ-Алинском заповеднике (недалеко от северной границы его ареала), в ряде пунктов вдоль побережья и на островах Приморья (2n = 14: Агапова и др., 1993 — в том числе под синонимичным названием «*K. ascoldensis* Roshev.»; Пробатова и др., 2006). В РФ вид встречается только на РДВ, и вне нашего региона данных по хромосомам для него нет.

Poa glauca Vahl, **2n = c. 42.** ПК, Партизанский р-н, гора Ольховая, на высоте около 1640 м над ур. м., северо-западный склон, над озером, каменистые россыпи и фрагменты лишайниково-кустарничковой горной тундры, 6 VIII 2003, № 9058, С. В. Прокопенко.

Голарктический аркто-альпийский горнотундровый вид. Очень полиморфный, в том числе и в кариологическом отношении. Это второе определение числа хромосом у *P. glauca* в Приморском крае, где вид встречается очень редко и только в горах Сихотэ-Алиня: здесь для него уже было однажды выявлено гексаплоидное число хромосом 2n = 42; в целом же для *P. glauca*, прекрасно изученного даже на РДВ (Чукотка, о-в Врангеля, юг Магаданской обл., Камчатка, Северная Корякия, Баджальский хр.), а тем более вне РДВ, широко известен целый ряд чисел хромосом: 2n = 28 (сомнительно), 42 (многочисленные определения), 44, c. 48, 48, c. 49, 49, 50, 56 (большинство определений), 62—63, 63, 65, 70, 70—72 (Хромосомные.., 1969; Index.., 1984, 1988, 1994 и др.; Агапова и др., 1993 и наши данные). Однако указание с Сахалина числа хромосом для «*Poa glauca*» относится не к этому виду (почти отсутствующему на Сахалине), а к *P. pseudoattenuata* Probat.

P. sibirica Roshev., **2n = 14.** ПК, окрестности г. Находка, близ бухты Тунгус, влажный дубняк, VI 1998, № 7659, С. В. Прокопенко.

Восточноевропейско-сибирско-дальневосточный опушечно-луговой вид. Всюду встречается спорадично, а в Приморском крае очень редок, и здесь это — первое определение числа хромосом у вида. На РДВ *P. sibirica* исследовали неоднократно (2n = 14): на Чукотке, Камчатке, в Северной Корякии, на Верхнем Амуре и на Сахалине, а за пределами РДВ — в Восточной Сибири и на Алтае (Агапова и др., 1993; Probatova et al., 2006 и наши новые данные).

Puccinellia kurilensis (Takeda) Honda, **2n = 42.** ПК, Партизанский р-н, окрестности г. Находка, устье р. Партизанская, на песке у временных мелководных водоемов, 2 IX 2006, № 10357, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Северопацифический прибрежноморской (лугово-болотный и отмельный) вид. Этот вид был исследован ранее на Сахалине, Курильских островах, на Камчатке и в Приморском крае (южное материковое побережье и острова залива Петра Великого): 2n = 42 (Агапова и др., 1993; Рудыка, 1995 и наши новые данные), и это же гексаплоидное число хромосом 2n = 42 для *P. kurilensis* приводили из Японии. В Приморском крае это относительно редкий вид (возможно, просматривается коллекторами).

Glaux maritima L., **2n = 30.** ПК: Хасанский р-н, в 8 км к востоку от пос. Хасан, гора Голубиный Утес, влажный приморский луг, 28 VIII 1999, № 8026, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова (С. Ш.); Шкотовский р-н, окрестности пос. Шкотово, морское побережье, низкий заливаемый берег Уссурийского залива, 30 IX 2006, № 10437, В. А. Нечаев (Э. Р.).

Представитель монотипного голарктического рода, галофит; на РДВ это — прибрежноморской лугово-болотный и отмельный вид. Довольно многочисленные определения хромосом выявили 2n = 30 (Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1985, 1988, 1996, 2003), и лишь однажды для него было указано 2n = c. 24 — из Китая (Index.., 2000). На РДВ число хромосом у *G. maritima* мы определили ранее в устье р. Рудной, Приморский край (Агапова и др., 1993). Основное число хромосом (x) в этом роде (и соответственно уровень плоидности) неясны: можно предположить, что это диплоид (при x = 15).

Lysimachia barystachys Bunge, **2n = 24.** ПК: Ханкайский р-н, в 6—7 км к югу от пос. Турий Рог, система правых притоков нижнего течения Второй Речки, в 1—1.5 км к западу от берега оз. Ханка, 26 V 1998, № 7645, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова, В. Ю. Баркалов (С. Ш.); Октябрьский р-н, окрестности с. Ново-Георгиевка, 1997 г., № 7591, В. Ю. Баркалов (Э. Р.).

Преимущественно амуро-корейский луговой вид. Один из трех ныне известных белоцветковых видов вербейника во флоре РДВ, так как в последнее время из Приморского края был описан *L. volkovae* Probat. (Пробатова и др., 2006), с еще неизвестным числом хромосом: по-видимому, гибридогенный вид, сформировавшийся при участии *L. barystachys* и преимущественно корейско-японского опушечно-лесного вида *L. clethroides* Duby, близ северной границы ареала последнего (на РДВ эта граница проходит на юге Приморья). У *L. barystachys* число хромосом (2n = 24) было нами ранее установлено в Приморском крае (Приханковье: Новобельмановка) и в Амурской обл. (Агапова и др., 1993; Шатохина, 2006), а также его сообщали из Китая и Кореи; такое же число хромосом приводится и для более изученного вида *L. clethroides* (см. Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1991, 1994, 2000; Chromosome index.., 2001). У белоцветковых вербейников флоры РДВ число хромосом 2n = 24, по-видимому, константно, в отличие от желтоцветкового *L. davurica* Ledeb., с 2n = 28 и 42 (Пробатова и др., 1998, 2005; Пробатова, Рудыка, Баркалов и др., 2006 и наши новые данные).

Primula fistulosa Turkev., **2n = 18.** ПК, Октябрьский р-н, окрестности с. Фадеевка, низкотравный луг по высокому берегу р. Раздольной (Суйфун), 4 V 2005, № 10188, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Амуро-корейский луговой вид. Недавно он был впервые исследован в кариологическом отношении (Пробатова и др., 2006), причем было установлено наличие двух рас в ареале вида: 2n = 18 и 36, однако тетраплоидная (с 2n = 36) была выявлена всего однажды и нуждается в новых подтверждениях.

Ranunculaceae

Aconitum saxatile Worosch. et Vorobiev (*A. jaluense* auct.), **2n = 16.** ПК, Партизанский р-н, хр. Партизанский, верховье р. Поворотная (приток р. Сергеевка, бассейн р. Партизанская (Сучан)), пояс кедрово-еловых лесов, на скалах южной экспозиции, над рекой, 10 IX 1999, № 8000, С. В. Прокопенко.

Эндемик восточного макросклона Сихотэ-Алиня, скально-лесной вид. Описан с хр. Тачинчжан. Редкий вид, исследован в кариологическом отношении впервые. Близкие к нему виды — *A. raddeanum* Regel и *A. karafutense* Miyabe et Kudo. Для «*A. karafutense*» указывалось число хромосом 2n = 16, но из Амурской обл. (Экимчан), что сомнительно, так как в Верхне-Зейском флористическом районе этот преимущественно сахалинский вид не встречается. На основании данных монографии Y. Kadota (1987), мы полагаем, что там, скорее всего, был исследован близкий вид *A. raddeanum*.

Aquilegia viridiflora Pall., **2n = 16** (А. Ш.). Читинская обл., Борзинский р-н, охранная зона заповедника «Даурский», в 1 км к югу от горы Цаган-Обо (985 м над ур. м.), разнотравная (луговая) степь, у основания каменистых останцов, 17 VI 2004, № 9340, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Центральноазиатско-восточносибирско-амурский опушечно-луговой и скальный вид. На РДВ он заходит на Верхнем Амуре и считается редким реликтовым видом. Мы нашли для него в литературе единственное определение числа хромосом (2n = 16), без указания на происхождение материала (Агапова и др., 1993).

Enemion raddeanum* Regel, **2n = 14. ПК, Уссурийский р-н, заповедник «Уссурийский», ключ Петровский, долинный лес, 8 V 2004, № 9263, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Амуро-корейский лесной вид. Заходит в пределы РФ на Южном Амуре, где редок, а чаще он встречается на юго-востоке Приморского края. Мы не встретили в литературе данных о числе хромосом у *E. raddeanum*, так что нами этот вид, скорее всего, исследован впервые.

Hepatica asiatica Nakai, **2n = 14.** ПК, Шкотовский р-н, северо-восточная окраина пос. Анисимовка, лиственный многопородный лес, близ опушки, 24 V 2006, № 10176, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова; окрестности пос. Анисимовка, смешанный лес, по хребту, 14 V 1999, № 7799, В. Ю. Баркалов (цв. белые); Хасанский р-н, пос. Посьет, дубняк на склоне, 20 V 1999, № 7803, В. Ю. Баркалов (цв. розовато-белые); там же, № 7804, В. Ю. Баркалов (цв. синие).

Восточноазиатский (китайско-корейский?) опушечно-лесной и скальный вид, едва заходящий в пределы РФ на юге Приморского края. Редкий вид. Число хромосом у него дважды исследовали в Приморском крае (Хасанский р-н: заповедник «Кедровая Падь» и близ Краскино) — 2n = 14 (Пробатова, Соколовская, 1988; Стародубцев, 1990), известно оно и из Кореи, однако, кроме него из Кореи для *H. asiatica* сообщают 2n = 12 (Chromosome index.., 2001, 2004).

Isopyrum manshuricum Kom. ex W. T. Wang et Hsiao (*Semiaquilegia mandshurica* Kom.), **2n = 14.** ПК, Уссурийский р-н, заповедник «Уссурийский», ключ Петровский, долинный лес, 8 V 2004, № 9264, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Преимущественно китайско-корейский лесной вид. В РФ встречается только в юго-восточной части Приморского края. До сих пор с РДВ существовало единственное определение хромосом у *I. manshuricum* — 2n = 14 (Пробатова, Соколовская, 1984 — как «*Semiaquilegia manshurica*», у г. Владивостока), это же число хромосом известно из Кореи (Chromosome index.., 2001). В роде *Isopyrum* L. известны числа хромосом 2n = 14, изредка — 2n = 28 и 35 (Хромосомные.., 1969; Index.., 1968, 1981, 1996, 2000).

Ranunculus sceleratus L., **2n = 32.** ПК, Надеждинский р-н, окрестности ж.-д. ст. Совхозная, засоленная приморская низина, 18 X 2005, № 10049, В. Ю. Баркалов.

Ranunculus cfr. *sceleratus* L., **2n = 56.** ПК, Ханкайский р-н, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», средняя часть и окончание песчаной косы близ мыса Пржевальского, песчаные дюны с ивой и разреженным травяным покровом, 19 V 2004, № 9242, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Голарктический (?) отмельный вид *R. sceleratus*, возможно, заносный на РДВ. В литературе для *R. sceleratus* приводятся числа хромосом 2n = 16, 32 и 64, что соответствует уровням плоидности 2x, 4x, 8x (при x = 8), причем преимущественно сообщается 2n = 32 (Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1984, 1985, 1990, 1994, 1998). Из Якутии, Прибайкалья, с Алтая приводили 2n = 64, из Западной Сибири (Приобье) — 2n = 32 и 64, из Красноярского края — 2n = 16 (см. Агапова и др., 1993), а из Японии и Китая — 2n = 32. По личному сообщению А. А. Гнутикова, недавно в Республике Бурятия и трижды — в Иркутской обл. им было выявлено у *R. sceleratus* гексаплоидное число хромосом 2n = 64. Однако на РДВ мы исследовали *R. sceleratus* неоднократно: в Приморском крае и на Сахалине, и во всех случаях было выявлено только 2n = 56 (Агапова и др., 1993; Пробатова и др., 2000, 2001, 2004). Ныне у нас есть основания полагать, что дальневосточные популяции с 2n = 56, возможно, представляют особый вид, но на РДВ, как выясняется, также существует и заносный *R. sceleratus* (с 2n = 32).

Scrophulariaceae

Mimulus tenellus Bunge, **2n = 32.** ПК, Надеждинский р-н, в 3 км к северо-западу от с. Ясное, на сырых участках в дачном массиве, 1998 г., № 7683, В. Ю. Баркалов.

Амуро-корейский (?) отмельный и полусорный вид, обычный на юге Приморского края. Это второе наше определение числа хромосом для вида, и также в бассейне р. Раздольная (2n = 32 — Агапова и др., 1993). Единственный исследованный до сих пор (и наиболее обычный) вид из четырех видов рода, представленных на РДВ. Других данных в мировой литературе для *M. tenellus* нет, однако в этом крупном, но малоизученном роде известно также число хромосом 2n = 16, так что наш вид является тетраплоидом (4x).

+*Veronica chamaedrys* L., **2n = 32.** ПК, Шкотовский р-н, окрестности ж.-д. ст. Анисимовка, северо-восточная окраина поселка, лиственный многопородный лес, на олуговелой опушке, 24 V 2006, № 10165, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Евросибирский вид, заносный на РДВ, где он отмечен (нечасто) на юге Приморья, на Сахалине и южных Курильских островах. Поселяется вдоль лесных дорог, в населенных пунктах. В пределах вида существуют, вероятно, две-три расы: с 2n = 16, 32 и 64 (единичное указание), при этом тетраплоидное число хромосом 2n = 32 выявляется намного чаще других, оно указывается у большинства авторов (Хромосомные.., 1969; Index.., 1981, 1985, 1988, 1990, 1991, 1994, 1998, 2000, 2003; Агапова и др., 1993). На РДВ *V. chamaedrys* исследован впервые.

Violaceae

Viola brevistipulata (Franch. et Savat.) W. Beck., **2n = 12.** ПК, Хасанский р-н, окрестности пос. Посьет, каменистый склон, обращенный к морю, редкостойный дубняк осочковый, 22 IV 1999, № 7782, В. Ю. Баркалов, И. Б. Вышин.

Преимущественно корейско-японский скально-лесной желтоцветковый вид. Как оказалось, этот вид заходит на РДВ северным краем своего ареала. В Японии *V. brevistipulata* характеризуется очень значительным полиморфизмом. Японские

авторы приводили несколько определений хромосом, для разных подвидов, разновидностей и форм *V. brevistipulata*: почти во всех случаях 2n = 12, так что приведенное для «var. *ciliata*» и «f. *ciliata*» число хромосом 2n = 18 вряд ли относится к этому виду (Хромосомные.., 1969; Index.., 1985, 1988, 1991).

Viola diamantiaca* Nakai (*V. rossii* auct.), **2n = 24. ПК, Хасанский р-н: заказник «Барсовый», близ Нарвинского перевала, широколиственный лес, вдоль ключа, 27 V 2005, № 9765, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова; заповедник «Кедровая Падь», Сухореченский хр. (отроги Черных гор), широколиственный лес, 18 V 1986, № 6662, Р. И. Коркишко (Пробатова, Соколовская, 1988 — как «*V. rossii* Hemsl.»).

В результате проведенных исследований (Кожевникова, 2004) удалось установить, что все сведения о произрастании на РДВ *V. rossii* Hemsl. следует относить к другому виду — корейскому *V. diamantiaca* Nakai. Автор вида отмечает его близость к *V. rossii*. В современных работах по флоре Кореи указывается на близость *V. diamantiaca* с *V. rossii*. Изучение гербарных материалов по *V. rossii* и *V. diamantiaca* в Гербариях Хоккайдского университета, г. Саппоро (SAPA), Университета г. Киото (KYO) и Национального научного музея в г. Цукуба, а также материалов с территории Приморского края, хранящихся в ряде гербариев РФ (LE, MHA, MW, VLA), показало, что все образцы из заповедника «Кедровая Падь», ранее определенные как «*V. rossii*», в действительности принадлежат к *V. diamantiaca* Nakai. Мы не встретили данных о числе хромосом для *V. diamantiaca* и считаем, что этот вид был нами исследован впервые. Что касается *V. rossii* , то для него в литературе приводится такое же, тетраплоидное число хромосом 2n = 24 (см. Chromosome index.., 2001, 2004).

V. gmeliniana Schult., **2n = 24.** ПК, Ханкайский р-н, окрестности пос. Турий Рог, берез оз. Ханка, песчаные дюны, 5 V 2002, № 8825, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Преимущественно восточносибирско-дальневосточный опушечно-луговой вид. На РДВ он представлен преимущественно в бассейне Амура. Для этого вида существовало единственное указание числа хромосом — на материале из Монголии (2n = 24 — Murin et al., 1984). Вид впервые изучен в РФ.

V. muehldorfii Kiss, **2n = 24.** ПК, Шкотовский р-н, в 1 км к востоку от пос. Штыково, долина р. Кучелинова, широколиственный многопородный лес, по берегу ручья, 1 VI 2006, № 10210, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова.

Амуро-корейский лесной вид, очень спорадичный на РДВ. Число хромосом у него только недавно было исследовано впервые, по двум определениям на юге Приморья (п-ов Муравьева-Амурского и заповедник «Кедровая Падь»): 2n = 24 (Пробатова и др., 2004). *V. muehldorffii* — тетраплоид (4x), в отличие от других желтоцветковых (диплоидных) видов фиалки на РДВ.

Гербарные образцы изученных растений хранятся в Гербарии (VLA) БПИ ДВО РАН, г. Владивосток.

Благодарности

Авторы благодарят В. Н. Капустину, Е. П. Кудрявцеву, В. А. Нечаева, С. А. Шаталову за содействие в наших исследованиях.

Работа выполнялась при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 98-04-49455, 01-04-49430, 04-04-49750, 07-04-00610).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. Р. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Aceraceae—Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР, семейства *Moraceae—Zygophyllaceae*. СПб., 1993. 430 с.

Баркалов В. Ю. Inula L.; *Saussurea* DC. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. Т. 6. СПб., 1992. С. 190—194; 254—296.

Гурзенков Н. Н. Хромосомные числа некоторых растений Дальнего Востока // Биологические исследования на Горнотаёжной станции. Вып. 2. Уссурийск, 1995. С. 129—139.

Гурзенков Н. Н., Стародубцев В. Н., Коляда А. С., Смирнова М. В. Кариотипы четырех видов семейства *Araliaceae* российского Дальнего Востока // Биологические исследования на Горнотаежной станции. Сб. науч. тр. Вып. 7. Владивосток, 2001. С. 151—156.

Доронькин В. М. Семейство *Iridaceae* // Флора Сибири: *Araceae—Orchidaceae* / Под ред. Л. И. Малышева и Г. А. Пешковой. Новосибирск, 1987. С. 113—125.

Кожевникова З. В. О *Viola diamantiaca* Nakai на российском Дальнем Востоке // Turczaninowia. 2003. № 4. С. 27—34.

Пробатова Н. С., Кожевников А. Е., Баркалов В. Ю. и др. Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», т. 1—8 (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. 456 с.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Баркалов В. Ю. и др. Числа хромосом сосудистых растений из заповедников Приморского края и Приамурья // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 7. С. 1117—1134.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Числа хромосом представителей флоры Приморского края // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 7. С. 1209—1217.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Павлова Н. С., Верхолат В. П., Нечаев В. А. Числа хромосом видов растений из Приморского края, Приамурья и Магаданской области // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 3. С. 491—509.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого и полуострова Муравьева-Амурского (Приморский край) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 125—130.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Шаталова С. А. Числа хромосом некоторых видов флоры окрестностей г. Владивостока (Приморский край) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 168—172.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Шатохина А. В. и др. Числа хромосом для видов флоры Приморского края и Приамурья // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 5. С. 785—804.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Новые числа хромосом для сосудистых растений с островов залива Петра Великого (Приморский край) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1655—1662.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Приамурья, Северной Корякии, Камчатки и Сахалина // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 290—293.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*, *Oleaceae*, *Onagraceae*, *Scrophulariaceae*, *Solanaceae*, *Urticaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1619—1622.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений острова Кунашир, Курильские острова // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1675—1678.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г., Шаталова С. А. Числа хромосом видов растений из бассейна реки Раздольная (Суйфун) в Приморском крае // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 102—107.

Пробатова Н. С., Шатохина А. В., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых двудольных флоры Амурской области // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 5. С. 779—792.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом сосудистых растений из различных регионов СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1783—1786.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений юга российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 87—90.

Стародубцев В. Н. Ветреницы: систематика и эволюция. Л., 1990. 200 с.

Стародубцев В. Н. Числа хромосом некоторых редких видов сосудистых растений российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 5. С. 121—122.

Стародубцев В. Н., Миронова Л. Н. Числа хромосом видов рода *Iris* (*Iridaceae*) флоры Приморского края // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 123.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Цвелёв Н. Н. Семейство *Nymphaeaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. (Под ред. С. С. Харкевича). Т. 2. Л., 1987. С. 23—28.

Шаталова С. А. Числа хромосом сосудистых растений Приморского края // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 152—156.

Шатохина А. В. Числа хромосом некоторых представителей флоры Амурской области // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 3. С. 487—490.

Chromosome index to Korean native plants — 2001. 21st Century Frontier R & D Program. 51 p.; *Chromosome* index to Korean native plants — 2002. Korea Plant Chromosome Research Center. 88 p.; *Chromosome* index to Korean native plants — 2004. Korea Plant Chromosome Research Center. 172 p.

Hoshi Y., *Kondo K.*, *Korobkov A.* et al. Cytological study in the genus *Artemisia* L. (*Asteraceae*) from Russia // Chromosome Science. 2003. N 7. P. 83—89.

Index to plant chromosome numbers for 1966 / Ed. by R. Ornduff // Regnum Veg. (Utrecht, Netherlands). 1968. Vol. 55. 126 p.; *Index* to plant chromosome numbers for 1975—1978 / Ed. by P. Goldblatt // Monograph. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1981. Vol. 5. 553 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1979—1981 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1984. Vol. 8. 427 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1982—1983 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1985. Vol. 13. 224 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1984—1985 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1988. Vol. 23. 264 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1986—1987 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1990. Vol. 30. 243 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1988—1989 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1991. Vol. 40. 238 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1990—1991 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1994. Vol. 51. 267 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1992—1993 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1996. Vol. 58. 276 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1994—1995 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1998. Vol. 69. 208 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1996—1997 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2000. Vol. 81. 188 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1998—2000 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2003. Vol. 94. 297 p.

Kadota Y. A revision of *Aconitum* subgen. *Aconitum* (*Ranunculaceae*) of East Asia. Tokyo, 1987. 249 p.

Májovský J., *Murín A.*, *Feráková V.* et al. Karyotaxonomicky prehl'ad flory Slovenska. Bratislava, 1987. 436 p.

Murín A., *Haberova I.*, *Zamsran C.* Further karyological studies of the Mongolian flora // Folia Geobot. Phytotax. 1984. Vol. 19. P. 28—39.

Probatova N. S., *Barkalov V. Yu.*, *Rudyka E. G.*, *Pavlova N. S.* Further chromosome studies on vascular plant species from Sakhalin, Moneron and Kurile Islands // Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin / Ed. H. Takahashi and M. Ohara. Vol. 2. Hokkaido University Museum, Japan. 2006. P. 93—110.

SUMMARY

The chromosome numbers of 67 species of vascular plants from the Primorie Territory (the southern Russian Far East) and the Chita Region (East Siberia) are presented, for 13 of them chromosome counts having been made for the first time. Among the species studied, there are some endemics and rare species of the Russian Far East indigenous flora, and some invasive plants.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© Т. К. Юрковская

Мелиоративно-болотные стационары России / Составители: Б. С. Маслов, В. К. Константинов, Б. В. Бабиков, Э. Ахти. Научный центр Вантаа: Metla, 2006. 398 с.

T. K. YURKOVSKAYA. (*A REVIEW*).
PERMANENT EXPERIMENTS ON DRAINED PEATLANDS IN RUSSIA /
EDS B. S. MASLOV, V. K. KONSTANTINOV, B. V. BABIKOV, E. AHTI (TECHNICAL EDITOR).
FINNISH FOREST RESEARCH INSTITUTE VANTAA UNIT, 2006. 398 P.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 29.12.2006

Рецензируемая книга представляет собой научное издание и одновременно является ценным справочником, дающим краткое, но очень содержательное представление о 80 мелиоративных стационарах, расположенных в пределах Российской Федерации.

Стационары были заложены с целью постоянного наблюдения за результатами изменений, происходящих на болотах, осушенных для использования в сельском и лесном хозяйстве. Редакторы этой книги академик РАСХН Б. С. Маслов, академик РАЕН, д-р с.-х. наук, проф. В. К. Константинов и д-р с.-х. наук, проф. Б. В. Бабиков поставили целью показать деятельность мелиоративных стационаров на широком географическом фоне.

Особо следует отметить роль 4-го составителя, представителя Финского лесного исследовательского института, д-ра лесных наук E. Ahti. Он взял на себя роль технического редактора, именно благодаря его усилиям книга издана и отпечатана в Финляндии на хорошей полиграфической базе.

В книге затронута и история развития сети мелиоративных стационаров России, которая восходит к первой четверти XX в. (1910—1912 гг.). На многих из этих стационаров осуществлены биологические, в том числе ботанические и ботанико-географические исследования.

Книга хорошо структурирована и состоит из отдельных очерков, каждый из которых посвящен одному из 80 стационаров. В написании очерков приняли участие свыше 70 авторов, среди них помимо составителей такие известные ученые, как акад. С. Э. Вомперский и многие другие (И. М. Нестеренко, Н. А. Красильников, Г. Е. Пятецкий, Г. Ф. Кузьмин, В. Н. Кирюшкин, С. П. Ефремов, Л. И. Инишева и др.).

Очерки сгруппированы по географическому принципу согласно мелиоративно-географическому районированию России, карта которого помещена в начале книги (с. 9), так же как и краткие сведения в табличной форме о размещении стационаров по регионам, их общем количестве и делении на сельскохозяйственные и

лесные в том числе. Не все очерки написаны с одинаковой полнотой. Но в большинстве из них приводятся сведения об истории создания, природных условиях (климат, почвы, растительность), тип болота до осушения, в том числе растительность, торфяная залежь. Наиболее подробно даны гидрологические характеристики и их динамика в процессе осушения. Описан характер проводимых исследований, в том числе ботанических, геоботанических в рамках различных общероссийских и международных программ.

Детально рассматриваются специальные проблемы, прежде всего касающиеся характеристики осушительной сети и ее воздействию на режим грунтовых вод и другие процессы. Приведены списки публикаций по материалам исследований на стационарах.

Книга хорошо иллюстрирована многочисленными картами, схемами и планами. Много цветных фотографий. Для нас, ботаников, наиболее интересны те фотографии, на которых изображена растительность до осушения или растительность контрольных участков, а также сообществ, возникших после осушения. Очень ценны аэрофотоснимки, к сожалению немногочисленные, по которым можно оценить характер растительности до и после осушения.

Специальный раздел книги составляет очерк, посвященный краткой характеристике болотных стационаров в системе гидрометслужбы (автор его С. М. Новиков).

Заключают книгу краткое резюме всех очерков на английском языке и 5 карт размещения стационаров (Северо-Запад России, Центр европейской части, Урал и Западная Сибирь, Восточная Сибирь, Дальний Восток).

Книга предназначена в первую очередь специалистам, но она, несомненно, должна привлечь внимание ботаников, так как из нее можно почерпнуть ценные сведения об антропогенной динамике растительности и ее связи с изменением гидрологического режима и характером использования. Кроме того, по мысли составителей основная задача книги — обратить внимание на необходимость поддержать и сберечь научные стационары, являющиеся источниками данных, основанных на постоянных долговременных наблюдениях. А это актуально не только для мелиоративных стационаров, но и для сохранения и развития экспериментальных исследований в различных областях науки, в том числе и ботанических.

ХРОНИКА

УДК 061.3(100) : 58

© А. Н. Иванова, О. Н. Воронова

I (IX) МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ МОЛОДЫХ БОТАНИКОВ В С.-ПЕТЕРБУРГЕ (21—26 МАЯ 2006 г.)

A. N. IVANOVA, O. N. VORONOVA. THE I (IX) INTERNATIONAL CONFERENCE OF YOUNG BOTANISTS IN ST. PETERSBURG (21—26 MAY 2006)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: alyx@bk.ru
Поступила 31.01.2007

С 21 по 26 мая 2006 г. в С.-Петербурге в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН проходила I (IX) Международная конференция молодых ботаников. Председателем оргкомитета был директор БИН РАН профессор д. б. н. **В. Т. Ярмишко**. Конференция проводилась при финансовой поддержке Комитета по науке и высшей школе С.-Петербурга, Президиума РАН и С.-Петербургского научного центра.

Молодежные конференции ботаников в С.-Петербурге несколько десятилетий собирали молодых ученых, аспирантов и студентов, специализирующихся в различных областях ботаники. I (IX) Конференция продолжает многолетние традиции молодежных конференций, но названа первой международной.

Поступило 760 тезисов докладов более чем 900 авторов и соавторов из 12 стран. Зарегистрировались 305 участников из 70 городов Армении, Белоруссии, Казахстана, Латвии, Литвы, Молдавии, Украины, Таджикистана, Узбекистана, Польши, Словакии, и в том числе 220 участников из 52 городов России. Наиболее многочисленными были делегации из Москвы (55 участников), а также Казани, Новосибирска, Екатеринбурга (17, 12 и 10 участников соответственно) и Киева (14 участников).

Как и на предыдущих молодежных конференциях (Иванова, Колалите, 2005), наибольшее число участников составляли аспиранты (46 % от общего числа участников) и научные сотрудники (37 %), значительно меньше студентов (17 %).

Научная программа Конференции включала пленарные заседания и работу по восьми секциям: «Систематика и филогения высших растений», «География высших растений», «Геоботаника», «Охрана растений», «Структурная ботаника, физиология и биохимия растений», «Ресурсоведение и интродукция растений», «Микология, альгология, лихенология и бриология», «Палеоботаника». Работу секций организовывали молодые ученые БИН, С.-Петербургского (СПбГУ) и Московского (МГУ) Государственных университетов.

Открытие I (IX) Международной конференции молодых ботаников состоялось в С.-Петербургском научном центре. Участников приветствовал заместитель директора Ботанического института **Д. В. Гельтман**, были прочитаны пленарные

лекции: «Гормональная и генетическая регуляция морфогенеза высших растений» (**С. С. Медведев**, СПбГУ) и «Растительные ресурсы России: значение для отечественной экономики и мирового рынка» (с. н. с. отдела маркетинговых исследований **А. В. Хохлов**, Всероссийский научно-исследовательский конъюнктурный институт).

На секции «Систематика высших растений» (кураторы **Н. Б. Тюпа** и **Е. С. Ким**, БИН РАН) были объединены исследования по систематике и филогении высших растений, выполненных с использованием различных методических подходов: сравнительно-морфологических (в том числе карпологических), кариологических и молекулярно-филогенетических. Были включены и работы агрономической направленности с использованием классических генетических и генно-инженерных подходов. Традиционно доклады участников предварялись лекциями, посвященными последним достижениям и современным методам систематики: «ДНК — штрихкодирование» (**В. С. Шнеер**, БИН РАН), «Современные методы анализа данных» (**Н. С. Ростова**, СПбГУ), «Успехи в систематике и филогении зонтичных» (**М. Г. Пименов**, МГУ). На заседаниях секции было представлено 26 докладов.

Заседания секции «География высших растений» (куратор **А. П. Серегин**, МГУ) открывали лекции **А. К. Сытина** (БИН РАН) «Эволюция рода *Astragalus* L. в позднем кайнозое» и **А. П. Серегина** с соавт. (МГУ) «Гербарий Московского университета (MW) сегодня: коллекции и коллекторы». Было представлено 17 докладов, посвященных изучению флоры Азиатской России — от Курганской обл. до Сихотэ-Алинского заповедника (7 сообщений) и Восточной Европы (10 сообщений). Объектами изучения были таксономическая, экологическая или биоморфологическая группы растений. Были заслушаны доклады по водным растениям, дендрофлоре и флоре терриконов, по адвентивным видам и по отдельным таксонам: *Pteridophyta* в Южном Зауралье, *Ranunculus* на Алтае, *Poaceae* в г. Калининграде, *Trifolium* в Латвии. Часть близких по тематике секции докладов была включена в программу секций «Охрана растений», «Геоботаника», «Систематика и филогения высших растений».

На секции геоботаники (куратор **Д. М. Мирин**, СПбГУ) заседания, как обычно, проходили очень интенсивно. За 7 заседаний были заслушаны и обсуждены 41 доклад и 4 лекции. В дискуссиях активное участие приняли сотрудники отдела геоботаники БИН РАН. Тематика докладов включала как вопросы фитоценологии (состав, строение и динамика лесных, луговых, степных, тундровых, болотных и водных фитоценозов, взаимовлияние видов в растительных сообществах, классификация и ординация фитоценозов, анализ их пространственного размещения), так и вопросы популяционной экологии растений, аутэкологии растений, биогеоценологии. Во многих докладах молодых участников помимо традиционных для кратких сообщений на молодежной конференции частных вопросов были затронуты проблемы теории геоботаники, а два доклада было целиком посвящено вопросам теории. Более подробно разные аспекты теории геоботаники были освещены в лекциях «Восстановление лесной растительности после пожаров» (**В. В. Горшков**, БИН РАН), «Изучение дифференциации растительного покрова горных вулканических территорий на примере Камчатки» (**В. Ю. Нешатаева**, БИН), «Уровни неоднородности растительного покрова» (**Д. М. Мирин**, СПбГУ), «Закономерное и случайное в варьировании растительности» (**В. И. Василевич**, БИН).

Впервые результаты изучения биологии и экологии видов, находящихся под угрозой уничтожения, были выделены в отдельную секцию «Охрана растений» (куратор **А. Н. Сенников**, БИН). Заседания секции открывали лекции «Красная книга России: растения» (**Т. И. Варлыгина**, МГУ) и «Исторические парки как осо-

бый вариант охраняемых природных территорий» (**А. Н. Сенников**). Было представлено 14 докладов, посвященных флоре заповедников и заказников, мониторингу редких и охраняемых видов, ведению Красных книг.

Секция «Структурная ботаника, физиология и биохимия растений» традиционно подразделяются на три подсекции: «Физиология, биохимия и молекулярная биология растений» (кураторы **О. В. Войцеховская**, БИН; **М. Ф. Шишова**, СПбГУ), «Структурная ботаника» (куратор **А. Н. Иванова**, БИН), «Эмбриология и репродуктивная биология» (куратор **О. Н. Воронова**, БИН).

Ознакомление с 84 сообщениями на подсекции «Физиология, биохимия и молекулярная биология растений» происходило на нескольких сессиях. Заседания сессий «Рост и развитие растений» и «Роль гормонов в регуляции роста и развития растений» были посвящены памяти профессора кафедры физиологии и биохимии растений СПбГУ В. В. Полевого в связи с 75-летием со дня рождения. Всеволод Владимирович Полевой (1931—2001) — крупнейший ученый, физиолог, биохимик и биофизик растений, философ и историк науки, автор одного из лучших отечественных учебников по физиологии растений, талантливый педагог. Мемориальные заседания открывали лекции **Т. С. Саламатовой** (СПбГУ) «Концепция целостности растительных организмов (по работам В. В. Полевого)» и **М. Ф. Шишовой** (СПбГУ) «Рецепторные системы растительных клеток». На сессиях «Фотосинтез» и «Биохимия вторичных метаболитов» прочитали лекции ведущие специалисты в своих областях, сотрудники БИН **Е. В. Вознесенская** («О новом механизме С4-фотосинтеза у наземных растений») и **Л. Е. Муравник** («Структурные основы биосинтеза вторичных метаболитов»). Работы, представленные на сессии «Использование молекулярно-биологических подходов для исследования физиолого-биохимических процессов» были объединены общим методическим подходом: использование трансгенных и мутантных растений. На сессиях «Экологическая физиология растений» и «Стресс» были представлены результаты изучения влияния абиотических и антропогенных экологических факторов на функционирование растений на разных этапах онтогенеза. Заседания подсекции «Физиология, биохимия и молекулярная биология растений» проводили сотрудники СПбГУ. Некоторые заседания были проведены на английском языке.

На подсекции «Структурная ботаника» было представлено 30 докладов по анатомии и морфологии растений. Первое заседание подсекции было посвящено памяти профессора В. Г. Александрова (в связи с 120-летием со дня рождения). В. Г. Александров — выдающийся ученый, основатель отечественной школы анатомии и морфологии растений, автор известного учебника по анатомии растений, организатор секции анатомии и морфологии во Всесоюзном Ботаническом обществе. Лекция «В. Г. Александров и его книга „Введение в морфологию цветка покрытосеменных растений"» была прочитана **О. В. Яковлевой** (БИН).

Лекция **Н. И. Габараевой** (БИН) «Морфогенез оболочки пыльцевого зерна „сквозь окно" коллоидной химии» представляла интерес не только для палинологов, но и для широкого круга специалистов, поскольку затрагивала проблемы самоорганизации живой материи в биологических системах. Сессия «Морфология и анатомия побега» открывалась лекцией **А. А. Оскольского** (БИН) «Эволюция трахеальных элементов древесины двудольных: общие тенденции и конкретные пути».

Заседание подсекции «Эмбриология и репродуктивная биология» открывалось лекцией **И. И. Шамрова** (БИН) «Закономерности морфогенеза семязачатка и семени», что и задало темы секционных докладов первой части заседания, посвященной развитию мужского и женского гаметофита, эмбриогенезу и формированию

семени. Во второй части заседания были представлены доклады, связанные с решением прикладных проблем методом культуры *in vitro* и созданием биотехнологий. На заседании выступили 14 докладчиков из разных городов России и зарубежья.

Секция «Ресурсоведение и интродукция растений» (куратор **Ю. Г. Калугин**, БИН) объединяла широкий спектр исследований, которые были представлены более чем в 30 сообщениях. Часть из них была посвящена интродукции и реинтродукции отдельных таксонов, анализу и представлению ботанических коллекций, фенологическим исследованиям и определению таксономического состава зеленых насаждений населенных пунктов. Подавляющее большинство докладов было посвящено изучению растительных ресурсов: анализу устойчивости хозяйственно-полезных растений, исследованию их биомасс, выявлению биологических особенностей растений при выращивании. Важное место в работе секции заняли доклады, посвященные исследованию биологически активных веществ некоторых групп растений и их применению в фармакологии. Сотрудники БИН РАН прочитали лекции «Научно обоснованные принципы поиска перспективных лекарственных растений флоры России» (**А. Л. Буданцев**), «Луковичные растения — группа специализированных биоморф» (**М. В. Баранова**), «Суккулентная флора России и сопредельных государств» (**В. В. Бялт, И. М. Васильева**). Последняя лекция переросла в «круглый стол», на котором были подробно рассмотрены перспективы развития проекта «Суккулентная флора России и сопредельных государств», сформирована рабочая группа и обсуждены основные направления исследований.

Секция «Микология, альгология, лихенология и бриология» (куратор **Е. С. Попов**, БИН) традиционно подразделялась на четыре подсекции по систематической принадлежности изучаемых организмов. В общей сложности, на заседаниях секции было представлено 73 доклада по всем группам организмов, заявленным в тематике, но бóльшая часть выступлений была посвящена грибам, лишайникам и водорослям. Представленные участниками доклады затрагивали вопросы флористики, экологии, физиологии, биохимии и систематики грибов, водорослей, лишайников и мхов, а также различные аспекты фитопатологических исследований. **А. Д. Потемкин** (БИН) прочитал лекцию «Основные направления морфофункциональной эволюции мохообразных», которая могла быть интересна всем участникам конференции, поскольку затрагивала общие вопросы морфофункциональной адаптации организмов к условиям среды.

Доклады на секции «Палеоботаника» (координаторы **П. Д. Тропина, С. С. Попова**, БИН) были посвящены палеокарпологии, изучению ископаемых растений и флор. Лекция **А. В. Гоманькова** (БИН) «О чередовании поколений у высших растений» была посвящена смене фаз развития у палеозойских папоротников.

Семинар, посвященный классическим и современным методам световой микроскопии, был проведен сотрудниками отдела эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН. Лекция **И. И. Рудского** «Современные методы микроскопического исследования и контрастирования в ботанике» была посвящена истории создания, совершенствования увеличительных приборов и обзору современных оптических систем, включающих компьютерные системы документирования и анализа изображения. Лекция **Н. А. Жинкиной** «Приготовление постоянных препаратов для цитоэмбриологического исследования на световом уровне» знакомила с методами и подходами, применяемыми при свето-микроскопических исследованиях.

В рамках конференции было проведено два «круглых стола».

Первый из них, названный «Место растений на древе жизни», был организован **М. С. Раутиан** (БиНИИ СПбГУ). На заседании развернулась дискуссия о вероят-

ном единстве происхождения растений в широком смысле. Доклад **М. С. Раутиан** был посвящен мегафилогении, были приведены данные молекулярной филогении определенных нуклеотидных и аминокислотных последовательностей, на основе которых было показано, что все зеленые растения и зеленые водоросли монофилетичны. Доклад **В. В. Емельянова** (Институт эпидемиологии и микробиологии им. Н. Ф. Гамалеи, Москва) был посвящен происхождению митохондрий и значению этого в происхождении эукариот; доклад **О. В. Гавриловой** (СПбГУ) — микроводорослям с неясным филогенетическим положением и роли морфологических признаков в построении филогении одноклеточных. Были заданы вопросы, касавшиеся выбора критериев, которыми следует руководствоваться при построении филогенетических деревьев, а также выбора генов, по которым строится филогения. Обсуждались проблемы соотношения молекулярных и морфологических подходов в филогении.

«Круглый стол» на тему «Согласование фенетического и генетического подходов в классификации растений» был организован сотрудниками БИН РАН: **А. Н. Сенниковым** при участии **В. С. Шнеер** и **П. Г. Ефимова**. Основной идеей было продемонстрировать на конкретных примерах неразрывную связь «молекулярного» и «морфологического» подходов в современной систематике растений. Точки зрения этому важнейшему вопросу современной систематики бывают полярно различными. Доклад **В. С. Шнеер** был посвящен «генетическому» подходу в классификации растений. **Н. Ю. Клюге** (СПбГУ) очертил круг вопросов, решаемых с помощью «фенетического» подхода. Участие «фенетического и генетического» подходов в современных филогенетических исследованиях было продемонстрировано на конкретных примерах: положения в филогенетической системе покрытосеменных рода *Amborella*; вопроса об отнесении к роду *Gymnadenia* или *Pseudorchis* вида *Gymnadenia frivaldii*; вопросов классификации рода *Poa*, систематики злаков из родства *Festuca* и *Lolium*.

В демонстрации и обсуждении примеров были наглядно показаны преимущества и ограничения возможностей обоих подходов, необходимость применения каждого из них и сочетания их в практической работе систематика, что подтверждается лучшими образцами работ современной науки.

Участники «круглых столов» пришли к следующим выводам. Молекулярные методы дают информацию о родстве, но существует целый ряд проблем при его установлении. Молекулярная филогения может быть ошибочной в результате, например, неверной идентификации объекта, неравномерной эволюции, эффекта притяжения длинных ветвей (long-branch attraction) и т. д. Все это существенно сказывается на топологии дерева. Каждое молекулярное филогенетическое дерево необходимо корректировать с помощью морфологических данных, разрешая противоречия между результатами молекулярного и морфологического подходов.

Для участников конференции были организованы экскурсии по оранжереям Ботанического сада, в кабинет электронной микроскопии БИН. По окончании конференции была организована автобусная флористическая экскурсия в окр. пос. Пудость, где произрастает много редких, интересных и охраняемых видов растений, а также экскурсия в Гатчинский дворец и парк, которую проводили сотрудники БИН РАН **Л. И. Крупкина, Г. Ю. Конечная, А. Н. Сенников, П. Г. Ефимов, А. А. Светлова**, а также **Д. М. Мирин** (СПбГУ).

По материалам работы конференции был опубликован сборник тезисов лекций и докладов. Заказать его в форме pdf на CD можно по адресу mol2009@mail.ru письмом с темой «pdf». Размер файла составляет примерно 7.5 Мб.

Следующую, II (X) Международную конференцию молодых ботаников в С.-Петербурге планируется провести в мае 2009 г. Для получения дальшейшей информации можно оставить заявку, отправив письмо с темой «pre» на адрес mol2009@mail.ru.

Оргкомитет Конференции благодарит за предоставленные помещения и оборудование Главного ученого секретаря президиума СПбНЦ РАН **Э. А. Троппа**, а также ректора СПбГУЭТУ «ЛЭТИ» **Д. В. Пузанкова** и первого проректора по административным, финансовым и хозяйственным вопросам **В. Н. Шелудько**. Организаторы конференции выражают глубокую признательность **Л. Е. Муравник**, **О. В. Яковлевой**, **Е. М. Арнаутовой**, **Н. Н. Арнаутову**, **М. В. Барановой**, **И. М. Васильевой** и другим сотрудникам БИН РАН за оказанное внимание, ознакомление с коллекциями и проведенные научные консультации.

Авторы статьи благодарят кураторов, предоставивших заключения о работе секций: сотрудников и аспирантов БИН РАН **Е. С. Ким**, **Е. С. Попова**, **Ю. Г. Калугина**, **П. Д. Тропину**, **П. Г. Михайлова**, а также **Д. М. Мирина** (СПбГУ) и **А. П. Серегина** (МГУ). Особую благодарность авторы выражают **Л. И. Крупкиной** за помощь в подготовке материала для флористической экскурсии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иванова А. Н., *Колалите М. Р.* VIII Молодежная конференция ботаников в Санкт-Петербурге // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 8. С. 1285—1289.

УДК 061.3(100)

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 8

© А. Н. Воробьева, Е. В. Новожилова

МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ «ЭВОЛЮЦИЯ СЛОЖНОЦВЕТНЫХ» (БАРСЕЛОНА, 3—9 ИЮЛЯ 2006 г.)

A. N. VOROBYEVA, E. V. NOVOZHILOVA. EVOLUTION OF THE *COMPOSITAE*: A SYMPOSIUM (BARCELONA, 3—9 JULY 2006)

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4233) 314-050
E-mail: sparrowaj@mail.ru
Поступила 19.12.2006

3—9 июля 2006 г. в г. Барселона (Испания) на базе Ботанического института (The Botanic Institute of Barcelona) состоялся Международный симпозиум «The International Compositae Alliance». Организаторами симпозиума были: Alfonso Susanna (Испания); Santiago Ortiz (Испания); Joan Vallès (Испания); Núria Garcia-Jacas (Испания); Randall J. Bayer (Австралия); Ilse Breitwieser (Новая Зеландия); Vicki A. Funk (США); Marinda Koekemoer (Южная Африка); Christoph Oberprieler (Германия).

Ботанический институт г. Барселона принадлежит Высшему совету научных исследований (SCIC) и Институту культуры Барселонского муниципалитета. С 2003 г. институт размещается в новом здании, расположенном в Ботаническом саду на вершине горы Montjuc. В институте имеется специализированная библиотека (имеются книги XVII в.), а также около 750 000 гербарных листов растений Пиренейского п-ова и Средиземноморья. Исследования, проводимые в Ботаническом институте, касаются систематики растений с использованием современных

молекулярно-генетических методов и проводятся в основном на растениях североафриканской и высокогорной флоры Европы.

В работе симпозиума приняли участие более 250 исследователей семейства сложноцветных из 36 стран мира: Великобритании, Соединенных Штатов Америки, России, Канады, Японии, Бразилии, Швеции, Австрии, Аргентины, Испании, Германии, Нидерландов, ЮАР, Новой Зеландии, Нигерии, Ирана, Греции, Франции, Швейцарии, Индии, Кубы, Украины, Италии, Словакии, Чехии, Австралии, Мексики, Монголии, Йемена, Дании, Тайланда, Туниса, Чили, Колумбии и др.

На симпозиуме были представлены результаты исследований сем. *Asteraceae*: история, эволюция и филогенетические отношения; таксономия и молекулярная систематика; генетика и кариология; анатомия, морфология и палинология; биогеография и флористика; этноботаника, сохранение ресурсов и экономическая ботаника; хемотаксономия.

Научная программа включала пленарные доклады и устные сообщения, а также стендовую сессию (постеры). Всего было представлено 135 докладов, из которых 31 пленарный, 35 устных сообщений и 69 стендовых.

Открыл работу симпозиума **Vernon H. Heywood** (Великобритания) с докладом об истории таксономических исследований *Compositae*. Он указал, что доля молекулярно-филогенетических исследований существенно возросла по сравнению с работами, в которых авторы используют традиционные анатомо-морфологические методы.

В докладе **Vicki A. Funk** (с соавт.) (США) большое внимание уделено эволюции семейства. Показано, что использование молекулярно-генетических данных в построении «эволюционного древа» семейства изменили взгляд ученых на его структуру. Экспертиза распределения отдельных таксонов в «древе» указывает на происхождение *Compositae* из Южной Америки с последующим распространением видов в Африку, Азию, Европу и Австралию. Доказано североамериканское происхождение трибы *Heliantheae* s. l.

Выступление **Ч. Джеффри** (**Charles Jeffrey**, Россия) было посвящено вопросам эволюции цветка *Asteraceae*.

Канадские ботаники **Jeannette Whitton** и **Loren Rieseberg** осветили явление гибридизации в сем. *Compositae*, показали центральное положение таксона как удобной модели при изучении вопросов внутри- и межвидового скрещивания.

Harold Robinson (США) осветил значение микропризнаков (положение, форма ветвления и опушение столбика, поверхность рыльца, шейки и хвостовой части пыльника, фитомеланин, идиобласты, швы на стенках семянок и др.) в систематике отдельных триб и родов семейства, используемых в качестве вспомогательных (дополнительных) элементов. Успешное применение этих признаков при исследовании систематики сложноцветных показано на примере родов *Eremothamnus—Hoplophyllum*, *Ageratina—Fieischmannia*, *Alloispermum—Calea*.

В выступлении англичанина **Stephen Blackmore** с соавт. были приведены результаты изучения эволюции пыльцы *Compositae*.

J. Lundberg (Швеция) сообщил о положении *Asteraceae* в «эволюционном древе» покрытосеменных и дал краткий обзор филогенетических отношений сложноцветных с родственными семействами.

Интерес вызвал доклад **Daniel J. Crawford** и **Timothy K. Lowrey** (США) о репродуктивной биологии *Asteraceae*, произрастающих на океанских архипелагах. Показано, что развитие генеративных отношений между таксонами на ограниченных территориях подчиняется правилу H. G . Baker(a).

Обзорный доклад **J. C. Semple** и **Kuniaki Watanabe** (Канада, Япония) был посвящен хромосомным числам *Asteraceae*. **Lalita M. Calabria** с соавт. (США) обобщила данные по распределению вторичных метаболитов (флавоноиды, сесквитерпеновые лактоны, терпены, полиацетилены, алкалоиды и др.) на различных таксономических уровнях в пределах *Compositae*.

Обзор экономически важных видов сложноцветных сделал **B. B. Simpson** (США).

Серии докладов были посвящены обзору отдельных триб семейства, свойственных определенным территориям или земному шару в целом. Каждый доклад представлял новые кластерные схемы трибы с учетом молекулярно-генетических данных: *Barnadesioideae* (**T. F. Stuessy** с соавт., Австрия), *Mitisieae* s. s. (**L. Katinas** и **J. V. Crisci**, Аргентина; **S. Ortiz**, Испания), *Pertyeae* (**S. Freyre**, Аргентина), *Cardueae* (**A. Sussana** и **N. Garcia-Jacas**, Испания), *Cichorieae* (**B. Gemeinholzer** с соавт., Германия), *Arctotideae* (**P. O. Karis** с соавт., Швеция), *Liabeae* (**M. O. Dillon** с соавт., США), *Vernonieae* (**S. C. Keeley** с соавт., США), *Senecioneae* (**P. B. Pelser** с соавт., США), *Calenduleae* (**B. Nordenstam** с соавт., Швеция), *Gnaphalieae* (**M. Unwin** с соавт., Австралия), *Astereae* (**L. Brouillet** с соавт., Канада), *Anthemideae* (**C. Oberprieler** с соавт., Германия), *Inuleae* (**A. Anderberg**, Швеция), *Heliantheae* (**B. G. Baldwin** и **J. L. Penero**, США), *Coreopsideae* (**D. J. Crawford** с соавт., США), *Tageteae* (**D. Keil**, США), *Eupatorieae* (**H. Robinson** с соавт., США).

В устных докладах (по 15 минут) сообщалось об изменениях и дополнениях в систематике родов с использованием данных морфологии и молекулярной биологии (12 докладов), генетики и кариологии (7), анатомии и палинологии (6), биогеографии (3), флористики (3), этноботаники, экономической ботаники и интродукции (3), хемотаксономии (2 доклада). Постерная сессия проходила 6 июля. Доклады были объединены в те же группы, что и устные выступления.

Из России в работе симпозиума приняли участие 11 человек: **Ч. Джеффри** (БИН РАН, С.-Петербург) выступил с пленарным докладом «Floral evolution of the *Compositae*»; устные доклады: **А. Н. Воробьева** и **П. Г. Горовой** (ТИБОХ ДВО РАН, Владивосток) «The genus *Rhaponticum* Vaill. in East Asia», **А. С. Беер** (МГУ, Москва) «Comparative synflorescences in investigation in East European species of *Artemisia* L., (*Compositae*)», **И. Бовина** (МГУ, Москва) «Exine infrastructure of representatives of the tribe *Cardueae* (*Compositae*)», **С. В. Полевова** и **А. Б. Шипунов** (МГУ, Москва) «Palynomorphology of the order *Asterales*», **Ю. В. Косенко** (МГУ, Москва) «Pollen wall development of *Asteraceae*»; стендовые доклады: **Е. В. Новожилова** и **Э. В. Бойко** (ТИБОХ ДВО РАН, Владивосток) «Carpology of East Asian *Cardueae* (*Asteraceae*)», **О. В. Чернева** (БИН РАН, С.-Петербург) с соавт. из Испании и Германии «Molecular phylogeny of the *Arctium-Cousinia* group (*Compositae*, *Cardueae*): combined analysis of plastid and nuclear DNA sequences», **А. А. Коробков** (БИН РАН, С.-Петербург) с соавт. из Испании «Polyploidy in *Artemisia* (*Asteraceae*, *Anthemideae*): is this kind of genome size increase its main speciation mechanism?».

Ботаническая экскурсия в Пиренейские горы, проходившая с 7 по 9 июля, представляла собой не менее интересную часть симпозиума, чем научные заседания. Цель этой экскурсии состояла в том, чтобы обеспечить приятное знакомство с флорой Пиренейских гор начиная от типичных средиземноморских видов до альпийской флоры. Организаторами было предложено посещение известняковых предгорий Пиренеев, средней горной зоны Cerdanya и высокогорной зоны центральных Пиренеев.

Опубликованы тезисы симпозиума (The International Compositae Alliance (TICA-Deep Achene). Barcelona. 3—9 July 2006. Book of abstrast. Barcelona, 2006. 143 p.) и предполагается публикация текстов докладов.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 8)

PLANTAE VASCULARES

Стр.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2007. VOL. 92. N 8)

CHRONICLES

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2007. Т. 92. № 8)

Стр.

СООБЩЕНИЯ

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

ХРОНИКА

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 8. 1113—1288.